
MBL/WHOI

Histologische Beiträge

von

Eduard Strasburger,
o. ö. Professor der Botanik an der Universität Bonn.

Heft I.

Ueber Kern- und Zelltheilung im Pflanzenreiche,

nebst einem Anhang über Befruchtung.

Mit drei lithographischen Tafeln.

Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1888.



Ueber Kern- und Zelltheilung im Pflanzenreiche,

nebst einem Anhang über Befruchtung.

Von

Eduard Strasburger,

o. ö. Professor der Botanik an der Universität Bonn.

Mit drei lithographischen Tafeln.



Jena,

Verlag von Gustav Fischer.

1888.

Der

medicinischen Facultät

der

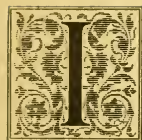
Georgia Augusta

zu Göttingen

in dankbarer Verehrung

gewidmet.

Vorwort.

n zwanglosen Heften beabsichtige ich eine Reihe histologischer Untersuchungen, unter gemeinsamem Titel, hier zur Veröffentlichung zu bringen. Den Anfang soll die Kern- und Zelltheilung machen, ein Gegenstand, der mich so oft schon beschäftigt hat, aber immer wieder von neuem fesselt. Trotz der zahlreichen Arbeiten, welche das letzte Decennium auf diesem Gebiete aufzuweisen hat, bleibt dasselbe eine unerschöpfliche Fundgrube für weitere Forschung. Nur mit vereinten Kräften lässt sich auf demselben vorwärts schreiten und neue Thatsachen regen dort noch immer völlig neue Fragen an. Das zuvor wenig Beachtete gewinnt auf diese Weise oft an Bedeutung, scheinbar unbedeutende Einzelheiten eine ungeahnte Tragweite. Hieraus erklärt sich die zum Theil auffallende Erscheinung, dass von denselben Objecten dieselben Figuren, die der weniger Eingeweihte kaum als verschieden erkennt, die sich aber doch in den Details unterscheiden, immer wieder publicirt werden. Durch die engen Beziehungen, welche sich zwischen Kerntheilung und Befruchtung ergeben haben, vertiefte sich die ganze Aufgabe und ist es in der

That kaum mehr möglich, allgemeine Fragen der Kerntheilung zu behandeln, ohne die Befruchtung zu streifen. Das soll denn auch am Schlusse dieser Arbeit geschehen.

Die wohlwollende Anerkennung, welche meinen Bemühungen um die Zellenlehre von Seiten der Göttinger medicinischen Facultät zu Theil wurde, bestimmt mich, diese Arbeit Derselben zu widmen.



Inhaltsübersicht.

Einleitung.

Seit dem Erscheinen meiner letzten auf Kern- und Zelltheilung bezüglichen Arbeit[1]) sind vier Jahre verflossen. Bei der regen Thätigkeit, die auf diesem Gebiete herrscht, reichte die kurze Spanne Zeit aus, um neue Thatsachen zu fördern und neue Fragen anzuregen, zu welchen ich hiermit Stellung nehmen möchte.

Den verschiedenen Problemen gemäss, die sich bei dem jetzigen Zustande der Aufgabe dem Beobachter aufdrängen ist diese Arbeit in einzelne Abschnitte zerlegt. Der Inangriffnahme derselben geht aber eine gesonderte Schilderung der Kern- und Zelltheilung bei Spirogyra voraus. Die Spirogyra für sich zu behandeln, wurde ich durch ihr, von demjenigen der höher organisirten Pflanzen, mehrfach abweichendes Verhalten bestimmt. Die aus dieser zusammenhängenden Schilderung sich ergebenden Thatsachen werde ich dann weiter in den entsprechenden Abschnitten zu verwerthen suchen.

Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich nur mit der indirecten oder mitotischen Kerntheilung, da ich für die

---

1) Die Controversen der indirecten Kerntheilung im Archiv für mikroskopische Anatomie Bd. XXIII, auch selbständig erschienen.

directe oder amitotische über wesentlich neue Thatsachen nicht verfüge.

Auch hält sich diese Arbeit ganz vorwiegend nur an die mitotischen Theilungen in höher organisirten Pflanzen und Thieren, während die Kerntheilung der niederen Organismen nur in beschränktem Maasse mit in Betracht gezogen wird. Denn für eine einheitliche Behandlung der Kerntheilung auch auf jenen Gebieten ist noch nicht das nöthige Material beisammen. Während höhere Pflanzen und Thiere die grösste Uebereinstimmung in ihrer Mitose zeigen, geht diese Uebereinstimmung für die niederen Organismen schliesslich verloren. Das hängt mit veränderten Bedingungen auf jenen Gebieten zusammen. Zum Theil sind dieselben dadurch geschaffen worden, dass Kern- und Zelltheilungen dort nicht mehr in einander greifen, zum Theil auch dadurch, dass die einzelnen Theile des Zellleibes sich ganz bestimmten Functionen anzupassen hatten. Die Heranziehung der Spirogyra in dieser Arbeit soll bereits zeigen, wie stark in einzelnen Vorgängen die Kerntheilung bei den Algen von derjenigen bei den höheren Pflanzen abweichen kann. Auf jenen Gebieten thut daher eine weitere Sammlung sichergestellter Thatsachen vor allem noth. Für alle Fälle ist es aber verfehlt, was wiederholt geschehen, die aus den Mitosen der niederen Organismen gewonnenen Thatsachen ohne weiteres zur Betrachtung der Kerntheilungsvorgänge bei höheren Thieren und Pflanzen verwerthen zu wollen und auf Grund sich dort etwa ergebender Gegensätze die hier sichergestellten Thatsachen in Frage zu stellen.

I. Die Kern- und Zelltheilung bei Spirogyra polytaeniata n. sp.

Die Untersuchung der Spirogyren nahm ich in einer ganz bestimmten Hoffnung auf. Die Verschiedenheiten, die sich bis jetzt für die Entwicklung der Spindelfasern in dieser Gattung ergeben hatten [1]), liessen nämlich noch andere Abweichungen voraussetzen. Ich suchte aber zielbewusst nach einer solchen Form, welche die bereits bekannten Extreme vermittelt. Von dieser erwartete ich eine weitere Förderung der Frage nach dem Ursprung der Spindelfasern.

Eine solche Form fand ich Anfang September dieses Jahres bei Górce in der Nähe von Warschau, ich will dieselbe als Spirogyra polytaeniata bezeichnen. Die Pflanze war in Copulation begriffen, so dass ich ein volles Bild von der-

---

1) Vergl. E. Strasburger, Zellbildung und Zelltheilung III. Aufl. p. 173; über den Theilungsvorgang der Zellkerne, Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXI und Separatausgabe p. 49; die Controversen der indirekten Kerntheilung, ebendas. Bd. XXIII, Separatausgabe p. 51; Flemming, Zellsubstanz Kern- und Zelltheilung p. 315; Tangl, Ueber die Theilung der Kerne in Spirogyra-Zellen, Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wiss Bd. LXXXV, 1. Abth. 1882 p. 268; Macferlane, Structur and Division of the Cells of Spirogyra nitida, Trans. Bot. Soc. Edin. Vol. XIV p. 202.

selben gewinnen konnte. Der Bau der Fäden ist bei dieser Species nicht besonders charakteristisch, wohl aber der Kopulationsvorgang, so dass an demselben die Pflanze sich stets sicher wird erkennen lassen.

Die Fäden sind ca. 0,16 mm dick; die Länge der einzelnen Zellen überwiegt in den Vormittagsstunden die Breite meist nur um ein Drittel. Die Zahl der Chlorophyllbänder beträgt 12 bis 14, ist somit relativ sehr hoch, daher ich die Species als „polytaeniata" bezeichnet habe. Die Chlorophyllbänder sind stark gezähnt, gelbgrün und steigen ziemlich steil an der Zellwand auf, etwa 45° mit der Längsaxe des Fadens bildend; jedes Chlorophyllband beschreibt annähernd einen halben Umlauf. Trotz ihrer bedeutenden Anzahl stören die Chlorophyllbänder den Einblick in das Innere der Zelle nur wenig, da sie relativ schmal sind und fast doppelt so breite Zwischenräume lassen. Auch ist die Färbung der Chlorophyllbänder wenig intensiv, deren Amylumheerde nicht gross und ziemlich weit auseinander stehend. Die Membran der Fäden zeigt nur geringe Dicke und ist ohne Gallertscheide. Der centrale, suspendirte Zellkern ist flach, scheibenförmig, im optischem Durchschnitt spindelförmig, für gewöhnlich nur mit e i n e m grossen Kernkörperchen versehen. Die Suspensionsfäden setzen an die Amylumheerde an. — Wie aus dieser Beschreibung folgt, steht Spirogyra polytaeniata der Spirogyra majuscula sehr nahe, unterscheidet sich aber von derselben durch die grössere Dicke der Fäden, grössere Zahl der Chlorophyllbänder und, wie weiter erörtert werden soll, auch durch die Art, wie sich die Kerntheilung abspielt. — Die in Copulation begriffenen Zellen der Spirogyra polytaeniata sind im Durchschnitt kaum anderthalb Mal so lang als breit, können übrigens auch wesentlich grössere Länge besitzen, oder selbst auch in ihrer Länge hinter der

Breite zurückbleiben. Die Copulationswarzen treten an Zellen hervor, welche ein sonst noch völlig unverändertes Aussehen besitzen. Erst nach erfolgter Verwachsung der Copulationswarzen werden die Zellkerne der so verbundenen Zellen dicker und inhaltsreicher. Die Kernkörperchen bleiben hierbei deutlich erhalten und nehmen nicht im Verhältniss an Masse zu. Alsbald erscheinen die verbundenen Zellen weit intensiver als die nicht copulirten gefärbt. Es rührt dies von einem sich Dunklerfärben und gleichzeitig Breiterwerden der Chlorophyllbänder her, die aus letzterem Grunde mit ihren Rändern auch weit näher an einander rücken. Die Amylumheerde wachsen bedeutend an; weiterhin treten farblose, grosse Oeltropfen an der Innenfläche der Chlorophyllbänder auf. Diese Vorgänge nehmen geraume Zeit, nach annähernder Schätzung mindestens acht Tage, in Anspruch. Die copulirten Zellen brauchen nicht verschieden gross zu sein und führen anscheinend gleichen Inhalt. Der gesammte Inhalt der einen Zelle geht in die andere über; der Uebertritt und die Vereinigung erfolgen in gewohnter Weise. Die Zygospore ist meist ellipsoidisch, im Durchschnitt 0,158 mm lang und 0,12 mm breit, doch giebt es auch fast kugelige und andere wesentlich gestrecktere. Die Exine der Zygosporen besteht aus einer dünneren, farblosen Aussenschicht und einer weit stärkeren, braunen Innenschicht. Nicht alle Zellen der in Copulation begriffenen Fäden sind vereinigt, meist nur ein Bruchtheil derselben. Diese Zellen fallen auf vorgerückteren Stadien durch ihre dunklere Färbung sofort in die Augen. Die copulirten Zellen sind vereinzelt, oder es folgen auch mehrere, ich zählte deren bis vier, auf einander. Während in den copulirten Zellen der Inhalt zunimmt, werden die nicht copulirten Nachbarzellen auffallend substanzarm. Diese Nachbarzellen treten auch nicht in Theilung ein, was ja bedeutende

Zerrungen nach sich ziehen würde, wohl aber kann man fortgesetzte Zelltheilungen an den frei gebliebenen Endstücken in Copulation begriffener Fäden feststellen.

Auch bei Spirogyra polytaeniata pflegt die Zelltheilung meist zwischen 11 und 1 Uhr Nachts zu erfolgen; ich erhielt reichliches Untersuchungsmaterial durch wiederholtes Einlegen der Fäden um jene Zeit in 1 % Chromsäure. Diese Fäden wurden sowohl ungefärbt, als auch mit Safranin tingirt in Untersuchung genommen. Die Tinction fand zum Theil nach der Flemming'schen Methode[1]) in alkoholischer Safraninlösung statt, worauf mit den nöthigen Vorsichtsmassregeln Uebertragung in Terpentinöl und Untersuchung in letzterem folgte. Zum Theil wurden die Fäden in äusserst verdünnter, wässriger Safraninlösung tingirt[2]) und hierauf vorsichtig in verdünntes, sich langsam an der Luft concentrirendes Glycerin übertragen. Die Beobachtungen stellte ich in allen Fällen mit $^1/_{18}$ homogener Immersion von Zeiss an, führte aber die Zeichnungen mit der Wasserimmersion J von Zeiss, bei 540facher Vergrösserung aus. Diese Zeichnungen wurden weiterhin bei der stärkeren Vergrösserung controlirt. Ein kleiner Kunstgriff gestattet es leicht, auch von Präparaten mit frei aufliegendem Deckglas das Immersionsöl vollständig zu entfernen, so dass sie bei Wasserimmersion untersucht werden können. Man hält nämlich zu diesem Zwecke den Objectträger seitlich geneigt und giesst Aether, der somit sofort abfliesst, über das Deckglas. — Flächenansichten der Zellkerne erhielt ich durch entsprechenden Druck auf das Deckglas, welcher die Zellkerne aus ihrer Lage brachte.

---

1) Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung p. 315, Anm., vgl. auch Strasburger, Bot. Practicum II. Aufl. p. 314.

2) Bot. Practicum II. Aufl. p. 574.

Die richtige Aufeinanderfolge der im fixirten Zustande gewonnenen Entwicklungszustände stellte ich, wie schon früher, durch Beobachtung des Theilungsvorgangs im Leben fest. Durch gegen Abend vorgenommene Abkühlung der Culturen bis auf ca. + 4° C gelang es mir auch bei dieser Species den Theilungsvorgang aufzuhalten und ihn durch Erwärmung der Culturen am nächsten Morgen zur Beobachtung zu bringen.

Wie schon erwähnt, zeigt der flache, linsenförmige Zellkern der Spirogyra polytaeniata einen spindelförmigen Querschnitt und stellt sich bei natürlicher Lage des Zellfadens wie in Fig. 1 Taf. I vor. Das Gerüstwerk des Zellkerns ist äusserst zart und führt innerhalb der nicht tingirten Fäden nur wenig gefärbte Körner. Den auf chemische Untersuchung der Kernsubstanzen basirten Vorschlägen von Frank Schwarz[1]) gemäss will ich die nicht tingirten, zarten Fäden des Kerngerüstes als Lininfäden[2]), die tingirten Körnchen, wie schon früher Flemming, als Chromatin[3]) bezeichnen.

Den besten Einblick in den Bau des Kerngerüstes erlangt man in der Endflächen-Ansicht (Fig. 2), die wir im Hinblick auf die spätere Orientirung der Kernspindel als polare Ansicht gleich bezeichnen wollen. Die zarten Windungen der Kernfäden lassen sich alsdann, bei richtiger Tinction, auf längere Strecken verfolgen, in diesem Falle freilich nicht entscheiden, ob nur einer oder ob zahlreiche Kernfäden das Kerngerüst bilden. Der Chromatingehalt des Kerngerüstes ist ein äusserst geringer, hingegen die Masse des Kern-

---

1) Die morphologische und chemische Zusammensetzung des Protoplasmas. Beiträge zur Biologie der Pflanzen, herausgegeben von F. Cohn, Bd. V, p. 1.

2) l. c. p. 78.

3) Ebendas.

körperchens relativ sehr gross. Dieses Kernkörperchen ist für gewöhnlich in Einzahl vertreten und nimmt annähernd die Mitte des Kerngerüstes ein. Es wird sehr intensiv gefärbt. Frank Schwarz hat für den die Kernkörperchen bildenden Stoff die Bezeichnung Pyrenin in Vorschlag gebracht[1]; doch ist es noch fraglich, ob die Kernkörperchen stets aus demselben Stoff bestehen und überhaupt einen einheitlichen Stoff bilden. Die Kernwandung ist relativ dick; das Kerngerüst haftet ihr an.

Eine den Zellkern umhüllende Cytoplasmaschicht ist an manchen Stellen ohne weiteres sichtbar, während an andern die Aufhängefäden direct der Kernwandung zu entspringen scheinen.

Die Prophasen der Kerntheilung werden durch eine Massenzunahme des Zellkerns eingeleitet (Fig. 3). Derselbe schwillt bedeutend an und kann allmählich das Mehrfache seines ursprünglichen Durchmessers erreichen, so dass er bei natürlicher Lage der Präparate im optischen Durchschnitt breit elliptisch erscheint (vergl. Fig. 3 bis 11). Die Dicke bis zu welcher im einzelnen Falle der Zellkern anwächst, ist übrigens nicht unwesentlichen Schwankungen unterworfen, wie der Vergleich unserer Figuren zeigt. Während dieser Dickenzunahme des Zellkerns werden, wie auch in sonstigen typischen Fällen der mitotischen Kerntheilung, die das Gerüstwerk bildenden Fäden immer kürzer und dicker (vergl. Fig. 4 Taf. I und die folgenden). Den sonstigen Erfahrungen nach nimmt auch hier die Chromatingestalt dieser Fäden bedeutend zu, was sich in ihrer wachsenden Tinctionsfähigkeit zu erkennen giebt. Das Kernkörperchen schwindet meist erst, wenn die Kernfäden eine nicht unbedeutende Dicke er-

1) l. c. p. 9.

langt haben (Fig. 8), doch ist der Zeitpunkt seiner Auflösung etwas wechselnd. Ist die Verkürzung und Verdickung der Kernfäden bis zu einem gewissen Grade fortgeschritten, so beginnen dieselben nach der Aequatorialebene zurückzuweichen (Fig. 8 und folgende). In dieser Lage können sich die Kernfäden innerhalb der Kernhöhle nur durch Vermittlung feiner Plasmastränge erhalten, welche sie mit der Kernwandung verbinden. Diese feinen Plasmastränge sind in nur geringer Anzahl vorhanden, doch unschwer zu erkennen. Ob dieselben der Kernsubstanz angehören oder aus der Umgebung eindringen, ist nicht definitiv zu entscheiden. Auf Grund sonstiger Erfahrungen möchte ich das Letztere annehmen.

Haben die Kernfäden eine bestimmte Dicke erreicht, so ist ein Aufbau derselben aus Scheiben verschiedener Tinktionsfähigkeit zu constatiren. Während die Kernfäden sich nach der Aequatorialebene ziehen, beginnt sich der Zellkern wieder abzuflachen. Derselbe nimmt an Dicke ab, wobei seine Wandung deutlich stärker wird. Diese Dickenabnahme ist oft mit einer mehr oder weniger starken Einsenkung der beiden Endflächen verbunden (Taf. I Fig. 9, 10). In der nämlichen Zeit fängt eine Ansammlung von Cytoplasma um den Zellkern sichtbar zu werden an. Sie erfolgt zunächst an der Seitenfläche (Fig. 8), um sich alsbald nach den Endflächen zu ziehen (Fig. 9 und folgende). An den Endflächen nehmen die Cytoplasmamassen sofort parallelstreifige Structur an, die Streifen zunächst in ungleicher Länge und Vertheilung zeigend (Fig. 9 und 10). Es wird bald klar, dass es sich um die Anlage der Spindelfasern handelt, und diese erreichen dann rasch ihre volle Ausbildung (Fig. 11 bis 14), während die Kernwandung noch unversehrt fortbesteht. Die Kernfäden haben sich währenddem nur noch schärfer auf die

Aequatorialebene zurückgezogen, wo sie sich schliesslich zu einer flachen Scheibe lagern (Taf. I Fig. 14). Der Kern ist inzwischen noch flacher geworden, um schliesslich einer flachen Scheibe, deren Dicke diejenige eines ruhenden Kerns nicht übertrifft, zu gleichen. Die Kernwandung hat aber noch an Dicke gewonnen. In solchen Kernen kann man besonders leicht feststellen, wie gering die Masse der die Kernwandung mit den Kernfäden verbindenden feinen Plasmafäden ist. Jetzt erst beginnt die Kernwandung an den beiden Endflächen undeutlich zu werden, während gleichzeitig Spindelfasern auch im Innern des Kernes sich zeigen. Diese Spindelfasern bilden deutlich die Fortsetzung der ausserhalb des Kerns befindlichen, und da letztere fast bis an den Rand der Kernscheibe reichen, so müssen die im Innern der Kernhöhle gelegenen ziemlich stark convergiren, um alle auf die wesentlich kleinere Kernplatte zu treffen (Fig. 15a, 16). Für die etwaige Annahme, dass die im Innern der Kernhöhle auftretenden Spindelfasern andern Ursprungs als die ausserhalb befindlichen sein sollten, liegt stichhaltiger Grund nicht vor. Sie setzen ja deutlich die äusseren fort, haben ganz das nämliche Aussehen wie jene und bilden eigentlich nur deren äquatoriale Enden. Das ganze Bild zwingt dem Beobachter die Ueberzeugung auf, dass die ausserhalb des Zellkernes befindlichen Spindelfasern durch die Kernwandung hindurch in die Kernhöhle eingedrungen sind, um sich dort um die relativ nur sehr kurzen, zur Erreichung der Kernplatte fehlenden Stücke zu ergänzen. Ob übrigens die zuvor schon in dem Kernraum befindlichen zarten Plasmafäden, welche die Kernfäden stützten, mit zur Bildung der Spindelfasern verwerthet oder in die Kernfäden eingezogen werden, lässt sich nicht unterscheiden. Ich halte das erstere für wahrscheinlicher. Nach Anlage der Spindelfasern erscheint der frei gebliebene

Rand der Kernhöhle im ganzen Umkreise leer (Fig. 15a, 16). Hierauf vertheilt sich an den beiden Endflächen des Kerns die Substanz der Kernwandung deutlich auf die Spindelfasern und erscheint alsbald nur noch als locale Verdickung derselben (Fig. 16 u. 17). Auch diese wird bald unkenntlich und die jenen Stellen entsprechende Brechung der Spindelfasern gleicht sich aus. Wir haben nunmehr das Bild der fertigen Kernspindel vor Augen, mit äquatorialer Kernplatte (Taf. I Fig. 18a). Wir bezeichnen auch hier die von den Fasern gebildete Figur als Spindel, weil sie den Kernspindeln der höheren Pflanzen entspricht. Thatsächlich hat hier aber diese Figur die Gestalt einer Tonne. Ihre Spindelfasern convergiren kaum nach den Polen und endigen dort in einem flachen Polfeld. Von der Peripherie der suspendirten Figur werden sie nur durch eine Schicht feinkörnigen Cytoplasmas getrennt.

Während die Kernfäden sich auf die Aequatorialebene zurückziehen, werden sie immer dicker und kürzer, flachen sich bandartig ab und es erfolgt eine Längsspaltung derselben. Die Längsspaltung wird ungefähr zu der Zeit kenntlich, in welcher die fehlenden Theile der Spindelfasern innerhalb der Kernhöhle ergänzt werden (Taf. I Fig. 15a). Die Kernfäden haben sich alsdann flach in der Aequatorialebene ausgebreitet. Meist berühren sie sich noch mit ihren Enden (Fig. 15a) und erst mit Fertigstellung der Spindelfasern treten sie etwas auseinander. Dann gleichen sich auch die Umbrechungsstellen an den Spindelfasern aus, da letztere an ihren aequatorialen Enden nicht mehr nach der Kernplatte zu convergiren brauchen. Das Bild der Kernplatte zeigt sich im Resultate so, wie es unsere Figuren 18a und 18b versinnlichen. Die Kernfäden, wohl zwölf an der Zahl, sind in Gestalt kurzer Schleifen mehr oder weniger regelmässig in der Aequatorialebene vertheilt und kehren ihre eine Längshälfte dem

einen, die andre dem andern Pol zu. Dem entsprechend zeigt die Profilansicht der Kernplatte (Fig. 18a) jeden Kernfaden, falls er im Querschnitt gesehen wird, in Gestalt zweier Körner, falls er von der Fläche gesehen wird, in Gestalt eines perlschnurförmigen Doppelbandes, während zum Gesichtsfeld geneigte Kernfäden zwischenliegende Bilder ergeben. Da die sämmtlichen Kernfäden annähernd genau in derselben Ebene liegen, so zeichnen sich im optischen Querschnitt der Kernplatte drei parallele Linien. Die mittlere dieser Linien giebt die Spaltungsfläche der Kernfäden, die seitlichen die polwärts gerichteten Flächen derselben an. Der geringen Grösse des Objectes wegen müssen sehr starke Vergrösserungen für diese Untersuchung herangezogen werden. Auch gilt es, die Bilder durch Behandlung mit rauchender Salzsäure etwas zur Quellung zu bringen, wodurch sie zunächst deutlicher werden. Die Kernsubstanz aus den Kernen völlig herauszulösen, ja dieselbe auch nur unkenntlich zu machen, gelang mir mit der rauchenden Salzsäure nicht, weder an den mit absolutem Alcohol noch an den mit 1°/₀ Chromsäure gehärteten Präparaten. Die in letzter Art fixirten Objecte, die für diese Untersuchung allein brauchbaren, widerstanden der rauchenden Salzsäure noch mehr als das Alcohol-Material. Ein Druck auf das Präparat muss während der Einwirkung des Reagens durchaus vermieden werden. Hat man an so behandelten Präparaten sich orientirt, so lassen auch die übrigen eine richtige Deutung selbst ohne Salzsäure-Behandlung zu.

Die Zahl der Spindelfasern ist in der Kernspindel der Spirogyra polytaeniata bedeutend grösser als diejenige der Elemente der Kernplatten. Man stellt auch fest, dass nur eine geringere Anzahl der Spindelfasern durch die Aequatorialebene hindurchgeht. Die meisten setzen an die Kern-

fäden an und endigen an denselben. Auch diese Feststellung wird durch Behandlung mit rauchender Salzsäure erleichtert.

Wie wir gesehen haben, gehen die Spindelfasern der Kernspindel von Spirogyra polytaeniata unzweifelhaft aus dem Cytoplasma hervor. Denn nur der aequatoriale, so äusserst kurze Abschnitt derselben, der innerhalb der Kernhöhle auftritt, liesse sich allenfalls aus Kernsubstanz ableiten. Der Fall von Spirogyra polytaeniata wird aber noch besonders instructiv durch den Vergleich mit den anderen bis jetzt untersuchten Arten von Spirogyra.

Bereits bei Spirogyra majuscula [1]) war ich auf Grund von Beobachtung an lebendem und fixirtem Material zu der Ueberzeugung gelangt, dass die Spindelfasern aus dem Cytoplasma, das sich an den Polen der Zellkerne während der Prophasen sammelt, entstehen. Für die Sicherstellung dieser Angaben fehlten dort aber so bestimmte Anknüpfungspunkte wie bei Spirogyra polytaeniata, weil dort die Kernwandung wesentlich früher, schon während der Ausbildung der Spindelfasern, schwindet und dort auch nicht mit solcher Evidenz festzustellen ist, dass die an den Kernpolen sich differenzirenden Cytoplasmafäden wirklich zu Spindelfasern werden. Diese Evidenz lag auch nicht für die von Flemming untersuchte plattkernige Spirogyra-Species vor, trotzdem dieselbe in ihrem karyokinetischen Verhalten sich schon wesentlich mehr als Spirogyra majuscula unserer Spirogyra polytaeniata nähert.

So glaubte Flemming auch bei ihr die Spindelfasern

---

1) Zellbildung und Zelltheilung, III. Aufl. p. 174. Ueber die Theilungsvorgänge der Zellkerne p. 49 (Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXI), die Controversen der indirecten Kerntheilung p. 50. (Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXIII).

der Hauptsache nach aus der „achromatischen Substanz" des Kerngerüstes ableiten zu können und behauptete, die Masse dieser Spindelfasern sei auch thatsächlich nicht grösser als jene dieser Substanz [1]). Besonders aber hielt Flemming meinen Angaben das Verhalten der rundkernigen Spirogyra nitida entgegen [2]), bei welcher die Spindelfasern im Innern des Zellkernes entstehen, noch während dessen Membran deutlich in voller Dicke erhalten ist. Dieser Fall wird nun in der That ganz besonders instructiv, da meine Behauptung, die Spindelfasern gingen auch dort aus eingedrungenem Cytoplasma hervor, jetzt eine sichere Grundlage gewonnen hat. Das Cytoplasma sammelt sich nämlich bei Spirogyra nitida an den Endflächen des Zellkerns ganz eben so wie bei den geschilderten plattkernigen Arten an, es wird eine Längsstreifung in der an diesen Endflächen unmittelbar grenzenden Masse bemerkbar, und während der Zellkern sich polar streckt und aus seinem Gerüstwerk die aequatoriale Kernplatte differenzirt, treten zwischen dieser und der Kernwandung, und zwar in voller Continuität mit den ausserhalb der Endflächen befindlichen Cytoplasmafäden, die Spindelfasern auf. In dem Maasse, als sich der Kern verlängert und die Masse der Spindelfasern in demselben wächst, nimmt die Menge des streifigen Cytoplasmas an den Endflächen ab. In polaren Ansichten ist festzustellen, dass während dieser Vorgänge die Kernwandung, an den entsprechenden Stellen von den Plasmafäden durchsetzt, wie siebförmig punktirt erscheint [3]). Ueber das Endergebniss dieser Entwicklung soll uns eine Flemming selbst entnommene Figur (die Fig. 39, Taf. I)

1) Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung p. 318.
2) Ebendas. p. 320.
3) Controversen p. 51.

aufklären: sie zeigt uns die Kernspindel fertig ausgebildet, während die Kernwandung noch unversehrt erhalten ist.

Es folgt somit aus dem für Spirogyra nitida erörterten Verhalten, dass ein Einwandern von geformtem Cytoplasma durch die Kernwandung erfolgen kann, dass somit eine intacte Kernwandung nicht ohne Weiteres den Nachweis liefert, dass die sämmtlichen Einschlüsse der Kernhöhlung nucleären Ursprungs seien.

Wir kehren nach dieser Abweichung zu unserer Spirogyra polytaeniata zurück, um auch die weiteren Vorgänge der Kerntheilung bei ihr zu verfolgen.

Die Kernspindel von Spirogyra polytaeniata ist wie diejenige anderer Spirogyren an den Seiten von einem starken Cytoplasma-Mantel umhüllt, von welchem zahlreiche Aufhängefäden ausgehen (Fig. 17, 18a, Taf. I). An den Polen der Spindel ist nur, wie schon erwähnt wurde, eine dünne, feinkörnige Plasmaschicht als Abschluss der Spindelfasern vorhanden. Die Art und Weise, wie die Spindelfasern bei den Spirogyren angelegt werden, bringt es mit sich, dass sie zunächst zwei gesonderte Bündel bilden, die in der Aequatorialebene erst in Verbindung zu treten haben.

Wie wir gesehen haben, schliessen die meisten dieser Spindelfasern an die Kernfäden an und nur ein geringerer Theil ist in Verbindung getreten und durchsetzt continuirlich die Aequatorialebene, das sind Verhältnisse, die für das Pflanzenreich bisher unbekannt waren, die aber an gewisse, bei den niederen Thieren beobachtete Erscheinungen anknüpfen. Das soll späterhin in Zusammenhang erörtert werden.

Die Metaphase, die bei der Theilung der Kernplatte der höheren Pflanzen sich in der Trennung, Umlagerung und Umkrümmung der secundären Segmente abspielt, fällt bei Spirogyra hinweg. Die beiden Längshälften der in entsprechender

Lage bereits befindlichen Segmente trennen sich nämlich und beginnen auseinander zu rücken, ohne dass damit eine Umlagerung oder Gestaltänderung irgend welcher Art verbunden wäre (Taf. I, Fig. 19, 20, 21a). Die Lage der Segmente bleibt somit in den beiden auseinander rückenden Tochterkernanlagen zunächst die nämliche wie in der Kernplatte. Sie sind in einer Ebene ausgebreitet und die Tochterkernanlage bietet in Flächenansicht ganz das nämliche Bild wie zuvor die Kernplatte dar (Taf. I, Fig. 21b). Von der Seite im optischen Durchschnitt gesehen, erscheint sie natürlich halb so dick als es die Kernplatte gewesen (Taf. I, Fig. 19, 20, 21a), ihre einzelnen Segmente präsentiren sich, je nach ihrer Lage, als einfache Körner oder einfache perlschnürförmige Bänder.

Es giebt somit die Theilung der Kernplatte bei Spirogyra und das Auseinanderrücken der beiden Kernplattenhälften thatsächlich Bilder, welche meiner ältesten Abbildung des Vorgangs relativ noch am besten entsprechen [1]), und sie weicht von den bei höheren Pflanzen beobachteten Erscheinungen in mehrfacher Hinsicht ab. Die wichtigste Uebereinstimmung bleibt freilich bestehen, nämlich die Längsspaltung der Kernfäden, in welcher die Kerntheilung hier und dort ihren Höhepunkt erreicht.

Nur diejenigen Spindelfasern, welche die Aequatorialebene durchsetzen, werden als Verbindungsfäden zwischen den auseinander rückenden Kernplattenhälften erhalten. Das Auseinanderrücken der letzteren innerhalb der Kernspindel ist bei Spirogyra polytaeniata aber ein äusserst geringes, so dass sie sich nur wenig den Spindelpolen nähern. Sie dürften

---

1) Zellbildung und Zelltheilung I. Aufl., 1875, Taf. III, wesentlich besser noch in III. Aufl. Taf. XI.

die ursprünglichen Endflächen des Kerns kaum überschreiten. Wesentlich mehr rücken die Kernplattenhälften bei Spirogyra nitida, deren Spindelfasern, wie wir gesehen haben, ihrer ganzen Ausdehnung nach innerhalb der sich erweiternden Kernhöhle angelegt werden, auseinander. Demgemäss sind auch die Verbindungsfäden länger, welche zwischen den beiden Kernplattenhälften zurückbleiben, und fallen somit mehr in die Augen [1]). In beiden Fällen, bei Spirogyra polytaeniata früher, bei Spirogyra nitida später, macht sich ein anderer Vorgang geltend, der die beiden Kernplattenhälften und mit ihnen auch die polaren Theile der Kernspindel weiter auseinander treibt. Gleich mit beginnender Trennung der beiden Kernplattenhälften sieht man bei Spirogyra polytaeniata die innere Abgrenzung des Cytoplasmamantels um den zwischen denselben entstehenden Raum sich nach aussen wölben (Taf. I, Fig. 20). Augenscheinlich sammelt sich zwischen den beiden Kernplattenhälften ein osmotisch wirksamer Stoff an, der Zellsaft aus der Umgebung an sich zieht und der die angrenzende Plasmahülle nach aussen treibt. Es lässt sich annehmen, dass dieser Stoff zuvor zwischen den Spindelfasern angesammelt war; ja ich möchte noch weiter gehen und die Vermuthung aussprechen, dass derselbe dem ursprünglichen Kernsaft entstammt. Wir haben ja gesehen, dass, während die Spindelfasern zu beiden Seiten des Zellkerns in Bildung begriffen waren, der zuvor stark angeschwollene Kern wieder zusammensank. Er mag sich seines Saftes zwischen die Spindelfasern entledigt haben, dieser Kernsaft sich aber jetzt zwischen den auseinander rückenden Kernplattenhälften wieder einfinden. Diese Vorstellung lässt sich stützen durch später

---

1) Vergl. hierzu die Bilder 7 bis 9 auf p. 319 bei Flemming, Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung.

bei den höheren Pflanzen zu besprechende Erscheinungen. Dieselbe Kraft nun, welche den Cytoplasmamantel zwischen den beiden Kernplattenhälften nach aussen wölbt, drängt auch diese Kernplattenhälften selbst auseinander, während sich der zwischen denselben befindliche Raum stetig vergrössert. Die innere Abgrenzung des Cytoplasmamantels gegen diesen Raum wird sehr scharf, dessen Vorwölbung nach aussen immer stärker (Fig. 11a). Die Zahl der zwischen den beiden Tochterkernanlagen ausgespannten Verbindungsfäden nimmt in dem Maasse ab, als sich diese Anlagen von einander entfernen. Die wenigen zurückbleibenden Verbindungsfäden gewinnen aber an Dicke, sie werden auf Kosten der schwindenden Verbindungsfäden, auch wohl von Substanz, die ihnen zwischen den secundären Segmenten zugeführt wird, ernährt und beginnen sich alsbald nach aussen zu krümmen (Fig. 22, 23). Der aequatoriale Raum zwischen den beiden Kernanlagen hat alsbald die Gestalt einer aufgetriebenen Tonne angenommen und der ihn umgebende Cytoplasmamantel ist zu einem dünnen Schlauch ausgedehnt worden, an dem nur die äquatorialen Suspensionsfäden als stärkere Rippen vorspringen. Diesen Schlauch wollen wir weiterhin als Verbindungsschlauch bezeichnen. Derselbe setzt mit seinen Rändern an die Tochterkerne an. Die sich bogenförmig nach aussen krümmenden Verbindungsfäden erreichen schliesslich den Verbindungsschlauch und sind an demselben nur schwer zu unterscheiden. Der Verbindungsschlauch bleibt aber dauernd abgeschlossen, wie jede polare Ansicht desselben, die sich durch Druck auf den Faden erhalten lässt, überzeugend lehrt (Taf. I, Fig. 29). Eine Folge abnehmender Resistenzfähigkeit der Aequatorialzone des Verbindungsschlauches dürfte es sein, dass derselbe aus der tonnenförmigen Gestalt schliesslich in eine linsenförmige übergeht (Taf. I, Fig. 26, 27, 30, 31). Der Verbindungsschlauch

wird in äquatorialer Richtung stark gedehnt und diese Dehnung hat meist sogar eine zeitweise Abflachung der Figur in polarer Richtung zur Folge. Alsdann werden auch die Tochterkernanlagen einander wieder etwas genähert (Taf. I, Fig. 26, 27). Die äquatoriale Ausdehnung des Verbindungsschlauches hat weiter zur Folge, dass die Verbindungsfäden von demselben sich trennen und zum Theil wieder leichter sichtbar werden (Taf. I, Fig. 30). Schliesslich erreicht der sich erweiternde Verbindungsschlauch die protoplasmatische Ansammlung am Rande der vordringenden Scheidewand. Von da an erfährt er eine rückläufige Veränderung. In dem Maasse nämlich, als die Scheidewand in das Innere der Zelle vordringt, geht der Verbindungsschlauch aus der tonnenförmigen in die cylindrische Form über. Diese allmähliche, sich im Verhältniss zu der vorausgehenden nur langsam vollziehende Gestaltsveränderung ist zunächst mit einer entsprechenden Längenzunahme verbunden. Damit hängt denn auch zusammen, dass die den Verbindungsschlauch bildende Cytoplasmaschicht deutlich an Dicke zunimmt und in ihrer Continuität nunmehr leicht verfolgt werden kann. Es macht den Eindruck, als wenn nunmehr der osmotische Druck im Innern des Verbindungsschlauches aufgehört habe thätig zu sein. Der zwischen den Tochterkernen befindliche Hohlraum nimmt an Grösse ab. Seine Gestalt verändert sich jetzt unter dem Einfluss anderer Kräfte und wird von dem Druck der eindringenden Scheidewand vornehmlich beherrscht. Die linsenförmige Gestalt geht, wie schon erwähnt, durch eine tonnenförmige allmählich in eine cylindrische (Taf. I, Fig. 35) über. Seltner sieht man Bilder wie unsere Figur 34, welche aber am besten zeigt, dass Druckverhältnisse von innen aus für die Gestaltung des Hohlraums nicht mehr maassgebend sein

können. Während der fortschreitenden Verengung des Hohlraumes, je nach den Einzelfällen früher oder später, kommen die von den Spindelfasern abstammenden Verbindungsstränge nochmals in Berührung mit dem Verbindungsschlauch und verschmelzen diesmal definitiv mit demselben. Sie werden stets unsichtbar, noch bevor der Hohlraum die cylindrische Form erlangt hat. Während der Annäherung an die Cylinderform prägt sich immer deutlicher eine Längsstreifung des Verbindungsschlauches aus. Weiterhin wird der Verbindungsschlauch von der vordringenden Scheidewand eingedrückt und erscheint sanduhrförmig (Fig. 36). Schliesslich wird er in der Mitte durchschnitten und die Scheidewand der Zelle fertiggestellt. Zu beiden Seiten dieser Scheidewand sinkt der Verbindungsschlauch zu einem soliden, stark längsstreifigen Strang (Taf. I, Fig. 38) zusammen, dessen Substanz allmählich an den Kernen und deren Aufhängefäden, sowie auch an dem Wandbeleg der jungen Scheidewand entlang fortwandert, um sich in der Zelle zu vertheilen. Der die Tochterkerne mit der jungen Scheidewand verbindende Strang wird demgemäss immer dünner und reisst schliesslich.

Wesentlich dicker als bei Spirogyra polytaeniata und auch der früher von mir untersuchten Spirogyra majuscula, ist der Verbindungsschlauch bei Spirogyra nitida. Dort kann man auch während der Grössenzunahme des Verbindungsschlauches leicht erkennen, dass er ein abgeschlossenes Gebilde sei. Seine Entwicklung beginnt, wie schon erwähnt wurde, etwas später. Auch bei der von Tangl[1]) untersuchten nicht näher bestimmten Spirogyra mit besonders längsgestrecktem

---

1) Ueber die Theilung der Kerne in Spirogyra-Zellen Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wiss. Bd. LXXXV, I. Abth. 1882, p. 268.

Zellkern scheint der Cytoplasmamantel als geschlossene Hülle sich auf allen Entwicklungsstadien deutlich zu markiren. So ist er denn auch Tangl aufgefallen und von ihm bereits als „Verbindungsschlauch" bezeichnet worden. Tangl lässt den Verbindungsschlauch aus der Kernwandung und einer nicht resorbirten Hüllhaut des Nucleolus hervorgehen [1]), eine Auffassung, in der wir ihm nicht folgen können. Bei der Tangl'schen, im Verhältniss sehr langzelligen Species von Spirogyra werden die Tochterkernanlagen wesentlich weiter als bei den von uns untersuchten Arten auseinander getrieben. Der Verbindungsschlauch ist tonnenförmig in dem Augenblick, wo ihn die vordringende Scheidewand erreicht. Augenscheinlich unter dem Druck, den diese Scheidewand nun auf ihn übt, wird der Verbindungsschlauch dann hantelförmig. Das Bild ist so charakteristisch, dass ich es mir nicht versagen kann, dasselbe nach der Tangl'-schen Zeichnung [2]) hier zu reproduciren (Taf. I, Fig. 40). Es macht durchaus den Eindruck, als wenn die den Verbindungsschlauch erfüllende Flüssigkeit gegen dessen beide Enden getrieben worden wäre und dort bauchige Anschwellungen veranlasst hätte. Dieser Zustand ist nur von kurzer Dauer; die terminalen Anschwellungen des Verbindungsschlauches schwinden, und derselbe zieht sich zu einem cylindrischen, dann sanduhrförmigen und schliesslich strangförmigen Gebilde zusammen.

Es unterliegt kaum einem Zweifel, dass wir in dem Verbindungsschlauche eine Einrichtung vor uns haben, die mit Zuhülfenahme osmotischer Druckkräfte bei Spirogyra dazu dient, die Zellkerne auseinander zu treiben, sie in bestimmter gegenseitiger Lage zu erhalten, endlich den Anschluss der

---

1) l. c. p. 278 ff.
2) l. c. Fig. 24.



gesammten Theilungsfigur an die vordringende Scheidewand herzustellen.

Während die beiden Kernplattenhälften auseinanderrücken, treten die sich bildenden Tochtersegmente näher an einander. Dieses ist in unserer Figur 21b bereits der Fall, wie ein Vergleich derselben mit der Figur 18b lehrt. Das Zusammenrücken der Tochtersegmente bringt es mit sich, dass die Höhe der Tochteranlagen entsprechend abnimmt (Fig. 21a). Auch wird es immer schwerer, die einzelnen Tochtersegmente zu unterscheiden. Dabei bleiben dieselben in einer Ebene ausgebreitet. Hat ihre Annäherung ein Maximum erreicht, so wird die ganze Anlage von einer dünnen Kernwandung umschlossen (Fig. 24). Diese Kernwandung ist freilich zunächst nur schwer zu unterscheiden, sie beginnt sich erst zu markiren, wenn ein Kernlumen sich zu bilden anfängt (Fig. 25). Dies kommt dadurch zu Stande, dass die einzelnen Kernfäden jetzt an Länge zunehmen und sich in Windungen legen, die aus der bisherigen Orientirungsebene der Segmente heraustreten. Die Windungen werden höher und steiler und nehmen einen zum grössten Durchmesser der Kernanlage queren Verlauf an. So erscheinen die Kernanlagen alsbald deutlich quer gestreift (Taf. I, Fig. 25 bis 28). Dabei kommt zwischen den Windungen der immer dünner werdenden Kernfäden das mit Kernsaft sich füllende Kernlumen zur Ausbildung. Die Kernwandung hebt sich jetzt deutlich von der Anlage ab (Fig. 28, 30). Die Tinctionsmittel zeigen, dass die tingirbare Substanz in dem Maasse abnimmt, als die Tochtersegmente sich zu den dünnen Kernfäden ausspinnen. Polare Ansichten, wie unsere Figuren 29 und 31, vervollständigen das von der Anordnung der Kernfäden gewonnene Bild. Die quere Orientirung der Windungen in den Querschnittsansichten geht verloren, wenn dieselben beginnen, in einander zu greifen.

So kommt allmählich das Gerüstwerk des ruhenden Zellkerns wieder zu Stande (vergl. Taf. I, Fig. 30 bis 38). Die Kernkörperchen tauchen in relativ vorgeschrittenen Stadien der Kernentwicklung auf (Fig. 30, 31). Sie treten stets in Mehrzahl an den Windungen der Kernfäden auf (Fig. 30 bis 35). Schliesslich verschmelzen sie zu einem einzigen, annähernd centralen Kernkörpchen (Fig. 36, 37, 38), seltener zu zweien, die sich entsprechend vertheilen.

Während die Tochterkernanlagen an Grösse zunehmen, findet eine Ernährung derselben aus dem umgebenden Cytoplasma statt. Ja diese Ernährung ist bei isolirter Lage der Theilungsfigur in diesem Falle leicht zu verfolgen. Das an der Polseite der Kernanlagen angesammelte Cytoplasma wird langsam verbraucht. Es stammt von den Spindelfasern, die nach erfolgter Trennung der beiden Kernplattenhälften alsbald ihre Structur einbüssen (Taf. I, Fig. 22 bis 24) und in körniges Cytoplasma verwandelt werden. Mit der Grössenzunahme der Tochterkerne hält die Abnahme dieser Cytoplasmamasse gleichen Schritt (Taf. I, Fig. 25 bis 28) und schliesslich ist dieses Cytoplasma vollständig verschwunden (Taf. I, Fig. 30 ff.).

Der Vorgang der Zelltheilung spielt sich bei Spirogyra nicht mit Hilfe einer zwischen den Kernen gebildeten Zellplatte ab. Abweichend von dem Verhalten typischer Pflanzenzellen, in Uebereinstimmung hingegen mit verschiedenen anderen Algen, schreitet hier die Scheidewandbildung von aussen nach innen fort. Sie beginnt an der Mutterzellwand und dringt als Leiste immer tiefer in das Lumen der Mutterzelle ein. Wie ich schon wiederholt beschrieben habe [1]), fängt der Zelltheilungsvorgang hier mit einer ringförmigen Cytoplasma-

1) Vergl. Zellbild. u. Zellth., III. Aufl. p. 179.

ansammlung in dem Wandbeleg der Mutterzelle an (bei Fig. 4, Taf. I unten angedeutet). In diesem Plasmaringe wird alsbald eine quere Streifung sichtbar (bei Fig. 6 unten angedeutet). Diese Streifung entspricht einer Differenzirung in Verbindungsfäden und durch Anschwellung dieser Fäden in ihrer Mitte wird auch hier eine Zellplatte erzeugt, deren Elemente alsbald zu einer Membranleiste verschmelzen. Diese Membranleiste setzt an die Muttelzellwand an und wächst an ihrem Innenrande durch Vermittlung der sich dort continuirlich ergänzenden Zellplatte weiter. Daher sieht man denn auch die fortwachsende Scheidewand mit ihrem Innenrande in einen Plasmaring tauchen und kann diesem Innenrande entsprechend auch stets wieder die streifige Differenzirung in dem Plasmaring erkennen. Den eben zugelegten Membrantheilen haften beiderseits Mikrosomen an und bilden an der jungen Scheidewand, falls man auf dieselbe noch innerhalb des Plasmaringes einstellt, zwei sich deutlich markirende Körnchenreihen. Die junge Scheidewand ist etwa bis auf ein Drittel des Halbmessers im Umkreis eingedrungen, wenn der Verbindungsschlauch auf den Plasmaring stösst (Taf. I, Fig. 32). Von jenem Augenblick an bleibt der Plasmaring mit dem Verbindungsschlauch verbunden und die Fäden der Zellplatte werden in unmittelbarem Anschluss an dessen Oberfläche ergänzt (Taf. I, Fig. 35, auch an der einen Kante der durch Druck in schräg polare Ansicht gebrachten Figur 33 zu sehen). Die vordringende Scheidewand faltet die Chlorophyllbänder zunächst nach innen zu ein und löst sie hierbei ein Stück weit von dem Wandbelege ab; weiterhin werden die Chlorophyllbänder durchschnitten [1]). Dasselbe Schicksal erfährt schliesslich auch der Verbindungsschlauch, die Innen-

1) Vergl. Zellbildung und Zelltheilung, III. Aufl., p. 181.

ränder des Cytoplasmaringes treten in Contact und der Abschluss der Scheidewandbildung wird vollzogen.

Die dem Mutterkern zukommenden Aufhängefäden werden während der Mitose auf die beiden Tochterkerne vertheilt. Ein Theil dieser Aufhängefäden, derjenige nämlich, auf welchen der vordringende Cytoplasmaring trifft, geht ausserdem verloren. So müssen denn neue Aufhängefäden hinzugebildet werden. Diese entstehen als Zweige der vorhandenen. Die Zweigbildung erfolgt am äusseren Ende des Fadens, wo derselbe an das einwärts vorspringende Pyrenoid ansetzt. Der neue Zweig bildet sich als Cytoplasmafaden dem Wandbelag entlang und folgt entweder demselben Chlorophyllbande, an welchem der Mutterfaden befestigt ist, oder durchsetzt auch den Zwischenraum der Bänder, um ein benachbartes zu erreichen. Schliesslich fixirt sich das Ende des neuen Zweiges an diesem oder jenem Chlorophyllbande. Ist dieses geschehen, so beginnt eine Spaltung des Mutterfadens von der Ansatzstelle des Zweiges ab gegen das Innere, wodurch der Mutterfaden alsbald an seinem Ende in mehr oder weniger gleich starke Gabelzweige zerlegt erscheint. In dem Maasse als das Chlorophyllband wächst und die Insertionsstellen der betreffenden Zweige auseinanderrücken, reicht die Spaltung des Mutterfadens immer tiefer und kann schliesslich bis zur völligen Zerlegung desselben in zwei getrennte Fäden führen. Während die eine Spaltung nach innen zu fortschreitet, kommen neue Zweige an den Enden hinzu. Einzelne Zweige werden schliesslich auch durchrissen und ganz eingezogen. Ueberall, wo neue Zweige der Aufhängefäden an die Chlorophyllbänder ansetzen, bildet sich je ein Pyrenoid aus. Ein solches Pyrenoid ist zunächst sehr klein, nimmt aber alsbald an Grösse zu und umgiebt sich währenddem auch mit einer Stärkehülle. Diese Entstehungsart der Pyrenoide verräth deren

Beziehung zu den Aufhängefäden, und war es Pringsheim, der zuerst nachwies, dass jeder Zweig eines Aufhängefadens bei Spirogyra an einem Pyrenoid endet [1]). Es können Pyrenoide der Spirogyra aber auch frei im Chlorophyllbande ohne directe Verbindung mit den Aufhängefäden auftreten. Ob, wie Schmitz angiebt [2]), eine Vermehrung der Pyrenoide auch durch Theilung erfolgen kann, mag dahingestellt bleiben. Entsprechende Mittelformen sind an fixirten Präparaten leicht zu finden, doch der Vorgang im Leben noch nicht beobachtet [3]).

Ich erwähnte schon, dass ein Theil der Aufhängefäden bei jedem Theilungsschritt schwindet. Es sind das diejenigen Aufhängefäden, welche während der Mitose dem äquatorialen Theile des Verbindungsschlauches zufallen. Der vordringende Plasmaring bei der Scheidenausbildung kommt mit diesen Fäden bald in Berührung. Dieselben verschmelzen mit dem Ringe und hören ganz auf zu existiren, wenn dieser Ring den Verbindungsschlauch erreicht. Diese mittleren Aufhängefäden gehen somit auf die Tochterkerne nicht über.

---

1) Ueber Lichtwirkung und Chlorophyllfunction in der Pflanze, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XII, p. 304.

2) Chromatophoren der Algen p. 77.

3) Schimper, Untersuchungen über die Chlorophyllkörner und die ihnen homologen Gebilde, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XVI, p. 79, zieht die Vermehrung der Pyrenoide durch Theilung in Zweifel.

II. Der ruhende Zellkern.

Es ist gegen diese Bezeichnung eingewandt worden, der Zellkern sei nicht in Ruhe, wenn er sich nicht theilt, vollziehe vielmehr alsdann auch bestimmte physiologische Functionen. Der Ausdruck „ruhender Zellkern“ soll aber auch nur einen Gegensatz gegen den sich theilenden Kern bilden und in diesem Sinne gebraucht werden. Dieser Ausdruck hat sich trotz der gemachten Aussetzungen bereits so eingebürgert, dass es wohl nicht angezeigt erscheint, ihn aufzugeben.

Ueber diesen ruhenden Zellkern möchte ich nur wenige Bemerkungen machen. Aus den Untersuchungen von Salamandra hat sich ergeben, dass dort im Gerüstwerk der ruhenden Kerne sich vielfach dickere, stärker tingirbare Stränge unterscheiden lassen, welche durch feinere, sich schwächer färbende Brücken verbunden werden[1]). Bei der grossen Uebereinstimmung, welche die Kerntheilungsvorgänge von Salamandra mit denjenigen gewisser Pflanzen, vornehmlich von Fritillaria imperialis zeigen, lag es nahe, auch den Bau

1) Vergl. vornehmlich Flemming, Zellsubstanz, Kern- u. Zelltheilung p. 135, Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle, Archiv für mikroskopische Anatomie, Bd. XXIX, p. 403, 424; Rabl, über Zelltheilung, Morphologisches Jahrbuch, Bd. X, p. 282.

der ruhenden Kerne letzterer Pflanzen in Vergleich mit Salamandra zu ziehen. Solche Brücken nun, wie sie von Flemming und Rabl in den ruhenden Kernen von Salamandra beschrieben worden sind, kommen bei Fritillaria nicht zur Ausbildung. Das zarte Gerüstwerk der Zellkerne aus der jüngsten Endospermanlage sieht im optischen Durchschnitt so aus, wie ich es in Fig. 1, Taf. II bei entsprechend starker Vergrösserung abgebildet habe. Ich bemerke, dass der zur Darstellung gewählte Kern relativ locker gebaut war und so besseren Einblick gewährte. Das Präparat war mit der Flemming'schen Chromosmiumessigsäure fixirt und nach der Flemming'schen Methode mit Safranin intensiv gefärbt worden. Ich habe es versucht, in dem Präparate nicht nur den Verlauf der einzelnen Fäden, sondern auch die relative Grösse der in den Fäden vertheilten Körnchen genau anzugeben. Auch Kernkörperchen und Kernwand sind möglichst naturgemäss eingetragen. Seitliche Brücken zwischen den Fäden fehlen und ich kann hinzufügen, dass ich bisher solche auch in den Kernen anderer Pflanzen nicht gefunden habe. Das erste Gerüstwerk kommt bei Fritillaria wie in anderen Fällen dadurch zu Stande, dass die Windungen der äusserst fein ausgesponnenen Kernfäden vielfach durcheinander greifen und an den Contactstellen verbunden erscheinen. Die Fäden sind nicht tingirt und ich habe schon bei Spirogyra bemerkt, dass ich sie als Lininfäden bezeichnen will, entsprechend dem Namen, den Frank Schwarz dem sie bildenden Proteïnkörper gegeben hat. Die stark tingirten, verschiedenen grossen Körnchen in den Lininfäden bestehen aus Chromatin. Die Substanz der stark gefärbten Nucleolen bezeichnet Frank Schwarz als Pyrenin, diejenige der dem Pyrenin verwandten, doch nicht tingirbaren Kernwandung als Amphi-

pyrenin [1]). Ich habe schon die Frage aufgeworfen, ob es sich bei Kernkörperchen um eine einheitliche Substanz handle. Selbst bei stark überfärbten Präparaten ist eine Structur an dem Kernsaft der Kernhöhle nicht zu erkennen. Ob ein oder ob mehrere Kernfäden in der Kernhöhle vertreten sind, lässt sich im Gerüstwerk des Ruhezustandes mit objectiver Sicherheit nicht feststellen. Ebenso ist es schwer, in dem ruhenden Zellkern eine bestimmte Anordnung der Fäden zu unterscheiden. Die Fäden sind so stark hin und her gekrümmt, greifen so vielfach durcheinander, dass sich die Verhältnisse ursprünglicher Anordnung dadurch für den Beobachter verwischen.

In den Controversen der indirecten Kerntheilung schlug ich vor [2]), im Cytoplasma des Zellkern (dem Nucleoplasma) zwischen Nucleohyaloplasma und Nucleomikrosomen zu unterscheiden. Die Bezeichnung Nucleohyaloplasma könnte immerhin als morphologischer Begriff beibehalten werden, sie entspricht dem Frank-Schwarz'schen Linin. Die Bezeichnung Nucleomikrosomen muss ich aber auf Grund seitheriger Publicationen definitiv aufgeben. Die neueren Untersuchungen haben ja ergeben, dass eine Parallele zwischen den Mikrosomen des Zellplasma und den Chromatinkörnern des Kernplasma nicht zu ziehen ist. Die Mikrosomen des Zellplasma stellen nach Pfeffer [3]) und Frank Schwarz [4]) weder eine morphologische noch eine chemische Einheit vor, während beides in hohem Grade für die Chromatinkörner des Zellkernes gilt.

---

1) Die morphologische und chemische Zusammensetzung des Protoplasmas p. 9.

2) l. c. p. 4.

3) Arbeiten des bot. Inst. in Tübingen, Bd. II, p. 252.

4) l. c. p. 137.

Die Kernwandung ist eine Hautschicht, mit der sich das umgebende Cytoplasma gegen die Kernhöhle abgrenzt. Ich halte an dieser Auffassung fest, trotz der Bedenken, die gegen dieselbe geäussert worden sind. Sehr leicht kann man sich wohl von der Zugehörigkeit der Kernwandung zum Cytoplasma überzeugen, wenn man solche Objecte, wie etwa mit Alcohol fixirte Pollenmutterzellen von Lilium-Arten, mit concentrirter Schwefelsäure behandelt. Auf demjenigen Stadium besonders, welches die getrennten Segmentpaare an der Wandung des Mutterkerns vertheilt zeigt, kann man auf das Bestimmteste feststellen, dass diese Wandung die einzige Abgrenzung des Cytoplasma gegen die Kernhöhle ist. Dass trotzdem die Kerne von dieser Wandung umgeben aus zerdrückten, lebenden Zellen hervortreten, kann nicht mehr überraschen, als dass es auch beliebige Vacuolen thun. Auch an fixirten Objecten können bestimmte Bedingungen es mit sich bringen, dass sich die Kernwandung von dem umgebenden Cytoplasma trennt. Solche Fälle sind bei Pflanzen immerhin recht selten. Guignard hat sie an dem primären Zellkern im Embryosack von Lilium beobachtet [1]). Die Kernwandung war dort an verschiedenen Punkten von dem umgebenden Cytoplasma faltig abgelöst. Guignard erklärt dieselbe für eine wirkliche Membran, nimmt aber so wie ich ihren Ursprung aus dem Cytoplasma an. Das cytoplasmatische Zellnetz, schreibt er [2]), ist unmittelbar mit dieser Membran verbunden, das Kerngerüst lehnt an dieselbe an. In dem protoplasmatischen Wandbeleg der Embryosäcke von Leucojum aestivum habe ich ebenfalls, doch nur ausnahmsweise, eine

1) Nouvelles recherches sur le noyau cellulaire, Ann. d. sc. nat. Bot., T. XX, p. 317, Taf. 15, Fig. 4.

2) l. c. p. 361.

Trennung des umgebenden Cytoplasma von der Kernwandung zu beobachten Gelegenheit gehabt. So stellt beispielsweise Fig. 39, Taf. III den Rand eines Präparates dar, wo der Wandbeleg durchrissen worden war und sich so von einem Zellkern trennte, dass derselbe intact, von seiner Wandung umgeben, doch an einer Seite ganz von Cytoplasma entblösst, zurückblieb. In demselben Präparate waren mehrere nebeneinander gelegene Zellkerne beim Präpariren ganz aus dem Cytoplasma herausgelöst worden, so dass entsprechende Höhlungen nur ihre Stellen bezeichneten.

Frank Schwarz hat neuerdings bei den von ihm studirten Zellkernen gefunden, dass die Kernwandung in chemischer Beziehung, von ihrer geringen Tinctionsfähigkeit abgesehen, nur wenig von den Nucleolen abweiche [1]). Es liesse sich wohl denken, dass dies dem Einfluss der im Kernsaft gelösten Substanz zuzuschreiben sei. Durch diese Annäherung an die Nucleolen wird eine Differenz gegen das Plastin bedingt, welches die Grundmasse des Cytoplasma und auch die Wände der Vacuolen in demselben bildet [2]).

Es unterliegt nach alledem also in der That keinem Zweifel, dass der Kernwandung immerhin eine gewisse Selbständigkeit und Eigenart dem übrigen Cytoplasma gegenüber zukommt, wodurch an der sichergestellten Thatsache nichts geändert wird, dass die Kernwandung morphologisch dem Cytoplasma angehört. Denn die Kernwandung wird während der Prophasen von dem umgebenden Cytoplasma aufgenommen, und von diesem aus als Abgrenzung der neuen Kernhöhle während der Anaphase auch wieder erzeugt.

---

1) l. c. p. 9.
2) Ebendas. p. 168.

III. Aufbau der Kernfäden im Knäuelstadium.

Als thierischen und pflanzlichen Gewebezellen gemeinsam vorkommend, ist der Aufbau der Kernfäden mit Beginn des Knäuelstadiums aus Scheiben verschiedener Tinctionsfähigkeit hinlänglich bekannt [1]). Ich begnüge mich für Pflanzen hier auf meine Schilderungen und Abbildungen in den „Controversen der indirecten Kerntheilung" zu verweisen [2]). Wenn ich auf diesen Gegenstand zurückkomme, so ist es nur, weil ich es jetzt an anders fixirten und entsprechend vergrösserten Präparaten versucht habe, Schritt für Schritt die Umwandlung der Structur der Kernfäden des Ruhezustandes in diejenige des Knäuelstadiums zu verfolgen. An stark mit Safranin oder Hämatoxylin tingirten Chromosmiumessigsäure-Präparaten der Zellkerne aus dem protoplasmatischen Wandbeleg der Embryosäcke und dem jungen Endosperm von Fritillaria imperialis lässt sich die Sache unschwer sehen. Die kleinen Chromatinkörner des Liningerüsts rücken, während die Kernfäden sich verkürzen, zusammen und verschmelzen zu immer grösser werdenden Gebilden. Während in der Vertheilung und der Grösse der Körnchen im Linin-

---

1) Zuerst von Pfitzner nachgewiesen, Morph. Jahrb., Bd. VII, p. 289.

2) Vornehmlich p. 7 und Taf. I, Fig. 32.

gerüst des ruhenden Kerns grosse Unregelmässigkeit obwaltet, folgen in den sich verkürzenden Kernfäden alsbald die Chromatinkörner in gleicher Grösse und in gleichen Abständen aufeinander. Man stellt dabei fest, dass die Masse des Chromatins in den Fäden bedeutend anwächst, diejenige des Linins entsprechend sinkt. Weitere Verschmelzungen der Chromatinkörner, wobei die Verkürzung der Fäden anhält, führen schliesslich zur Bildung der dicken Chromatinscheiben, die durch nur relativ dünne Scheiben von Linin verbunden erscheinen. Auf diese flachen Scheiben ist das Linin in den Kernfäden des Knäuelstadiums reducirt. Diese ganze Veränderung spielt sich bei Fritillaria ab noch während die Kernkörperchen bestehen, so dass die Zunahme des Chromatins nicht auf deren Rechnung gebracht werden kann. Der distincte Aufbau aus Chromatin- und Lininscheiben erhält sich in den Kernfäden bis in das Knäuelstadium der Tochterkerne hinein. Der Längsspaltung der Kernfäden in der Metaphase geht, wie bereits bekannt[1]) und hier nur kurz erwähnt werde, eine Abflachung der Kernfäden und eine Theilung der Chromatinscheiben voraus. In den Tochterkernen spielt sich beim Uebergang in den Ruhezustand der umgekehrte Vorgang, als wie er im Mutterkern zuvor geschildert wurde, ab. Die Chromatinscheiben zerfallen in kleinere Körner, die weiterhin an Masse verlieren, während das Linin zwischen denselben sich vermehrt. In den sich streckenden Lininfäden werden die Chromatinkörner entsprechend auseinander gerückt. Annähernd zu der Zeit, wo die den Kernfäden ihre Scheibenstructur aufgeben, treten zwischen Windungen derselben die Nucleolen wieder auf. — Ausserordentlich instructive Präparate lieferte mir die Einwirkung

1) Pfitzner, Morph. Jahrb. Bd. VII, p. 295.

von Eau de Javelle auf im Knäuelstadium befindliche Mutterkerne der Pollenmutterzellen von Lilium-Arten. Die Kernfäden quellen in der Eau de Javelle und werden schliesslich gelöst, dabei widerstehen die Chromatinscheiben etwas länger als die zwischenliegenden Lininscheiben. Sie werden als tonnenförmige Gebilde auseinandergetrieben und die Fäden erhalten ein ausgeprägt perlschnurartiges Aussehen. — Mit am schärfsten zeichnet sich bei Pflanzen der Aufbau der Kernfäden aus Chromatin- und Lininscheiben in den Zellkernen des Wandbelegs von Amaryllideen, wie Galanthus, Leucojum. Auch für das Studium der Längsspaltung der Kernfäden sind gute Präparate dieser Pflanzen sehr geeignet. Ebenso stellt man dort sehr leicht die Entstehung der Chromatinscheiben aus den grösserwerdenden und anschwellenden Körnchen des Liningerüsts fest.

Dass dem Aufbau der Kernfäden aus regelmässig aufeinanderfolgenden Scheiben vor stattfindender Längsspaltung eine tiefere Bedeutung zukommen muss, lehrt der Umstand, dass derselbe auch in sehr abweichenden Vorgängen der Mitose, bei niederen Pflanzen und Thieren, uns entgegentritt. Wir haben diesen Aufbau für Spirogyra constatirt [1]), er wird nicht minder auch in den Segmenten der Richtungsspindeln von Ascaris megalocephala beschrieben [2]). Die Annahme liegt eben nahe, dass durch einen solchen Aufbau der Kernfäden, der eine völlig gleichmässige Substanzvertheilung in denselben bedingt, auch erst die Bildung völlig gleicher Producte bei der Längsspaltung gesichert wird.

---

1) Vergl. Fig. 18b, Taf. I.

2) Vergl. vornehmlich Boveri, Zellen-Studien, Heft I, Die Bildung der Richtungskörper bei Ascaris megalocephala u. Ascaris lumbricoides, 1887, p. 15 und die Figuren 8 bis 15 Taf. I.

IV. Zahl der Kernfäden.

Einer erneuerten Prüfung schien mir die Frage bedürftig, ob der ruhende Zellkern nur einen einzigen in sich zurücklaufenden oder ob er eine Anzahl von Kernfäden führt. Ich glaubte bisher für einen Kernfaden eintreten zu können und fand diese meine Annahme vornehmlich durch die Arbeiten Guignard's gestützt[1]. Dem entgegen machte vornehmlich Rabl[2] geltend, dass es zwar allerdings oft genug gelinge, einen Faden auf weite Structur hin zu verfolgen, so dass er selbst Anfangs geneigt gewesen wäre, sich alle Fäden in Zusammenhang zu denken, dass aber thatsächlich doch jeder Faden schliesslich entweder aufhöre, oder mit anderen verschmelze. — Von dem einen Faden ausgehend liessen sowohl ich, als Guignard und Andere, die auf späteren Theilungsstadien deutlich gesonderten Segmente durch Quertheilung des einen Fadens entstehen, und eine ähnliche „Segmentirung des Gewindes in Längsabschnitte" nahm auch Flemming an[3]. Eine weitere Consequenz dieser Auffassung war, dass ich und Andere eine Verschmelzung der

---

1) Vornehmlich in Nouvelles recherches sur le noyau cellulaire, Ann. d. sc. nat. Bot., T. XX, p. 310.

2) Ueber Zelltheilung, Morph. Jahrb., Bd. X, p. 227.

3) Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung, p. 202.

Enden der secundären Segmente in den Tochterkernen annahmen. Ein solches Verschmelzen findet nun aber thatsächlich in den von mir untersuchten Objecten nicht statt. Es bleiben im Tochterkern die Segmente, die derselbe von dem Mutterkern erhielt, getrennt und sie sind es auch, die bei dem nächsten Theilungsschritt getrennt in die Erscheinung treten.

Als Untersuchungsobject dienten mir zunächst die Pollenmutterzellen von Lilium bulbiferum, und zwar Alcoholmaterial derselben. Querschnitte durch die Antheren wurden in einem Wassertropfen auf den Objectträger gelegt, mit Deckglas bedeckt und hierauf vom Deckglasrande aus mit Eau de Javelle behandelt. Ein am entgegengesetzten Rande des Deckglases angebrachter Fliesspapierstreifen sorgte für baldigen Zutritt der Eau de Javelle zu den Präparaten und regulirte deren Einwirkung. Diese wurde unmittelbar bei starker Vergrösserung verfolgt. Die Eau de Javelle löste alsbald das feinkörnige Cytoplasma der Pollenmutterzellen zu einer homogenen Masse auf, brachte hierauf die Kernwandung und auch rasch das Kernkörperchen zum Schwinden und veranlasste weiterhin eine Quellung der Kernfäden, durch welche die Windungen dieser Fäden mehr oder weniger stark auseinander getrieben wurden. Schliesslich erfolgt auch eine Lösung der Kernfäden, so dass die Mutterzellen ganz leer erscheinen. Die Einwirkung der Eau de Javelle liess ich nun aber nicht bis zu diesem äussersten Zeitpunkte andauern, sistirte dieselbe vielmehr durch Einsaugen von Wasser unter das Deckglas. Nach entsprechendem Auswaschen des Präparats wurde das Wasser durch verdünntes, mit Bismarckbraun tingirtes Glycerin ersetzt, das seinerseits, nach längerer Einwirkung, reinem, verdünntem, Glycerin weichen musste.

Zunächst constatirte ich auch jetzt, dass in den nach

früheren Methoden tingirten und durchsichtig gemachten Präparaten der Pollenmutterzellen von Lilium nicht zu entscheiden war, ob der Mutterkern im feinfädigen Knäuelstadium [1]) einen oder zahlreiche Fäden führe. Die Fäden sind eben zu fein, um sichere Ergebnisse in dieser Richtung zu gestatten. Glaubt man auch wirklich, einen Faden frei endigen zu sehen, so bleiben schliesslich doch Zweifel, ob nicht etwa eine rücklaufende Windung desselben in irgend welcher Weise verdeckt geblieben sei. Ebensowenig ist mit Sicherheit das Ende eines Fadens in den jungen Tochterkernen zu ermitteln. An den mit Eau de Javelle behandelten Präparaten wird dies nun wesentlich leichter. Für den Mutterkern der Pollenmutterzellen können freilich immer noch Zweifel bestehen bleiben, da nicht ausgeschlossen ist, dass das Reagens Zerreissungen bewirkt habe; für die Tochterkerne (Taf. II, Fig. 20 a und b) kommt man hingegen zu ganz sicheren Resultaten. Diese Tochterkerne überschreiten, wie durch meine und Anderer Angaben hinlänglich bekannt ist [2]), nicht das Knäuelstadium, das heisst, ihre Differenzirung wird nicht bis zur Ausbildung des feinfädigen Gerüstes fortgeführt, und auch Nucleolen treten in diesen Tochterkernen nicht auf. Es folgen vielmehr auf das Knäuelstadium der Anaphase alsbald die Prophasen des nächstfolgenden Theilungsschrittes. Sind in der Anaphase die Tochtersegmente bis an ihren Bestimmungsort angelangt, so sieht man sie alsbald ihre äquatorialen Enden nach dem Inneren der Kernanlage einziehen [3]). Freie Segmentenden sind dann schliesslich auch an den besttingirten Präparaten nicht mehr zu

---

1) Etwa der Fig. 60 der Controversen.
2) Vergl. Controversen, p. 32.
3) Controversen, Taf. II, Fig. 81.

constatiren, so dass ich mit Bestimmtheit eine Verschmelzung der Enden der Segmente zu einem einzigen Faden annehmen zu müssen glaubte und in dem Einwärtsbiegen der Segmentenden eine diesem Zweck dienende Einrichtung erblickte. Mit Eau de Javelle lassen sich nun, richtige Einwirkung derselben vorausgesetzt, in den sämmtlichen Stadien, welche zwischen der beginnenden Einwärtsbiegung der Segmentenden und den Prophasen des nächsten Theilungsschrittes liegen, die Segmente auseinander treiben. Dieselben haben während dieser Zeit bedeutend an Länge zugenommen, einen geschlängelten Verlauf gewonnen, sind aber stets getrennt in der ursprünglichen Zwölfzahl nachzuweisen. Das Einwärtsbiegen der Segmentenden bezweckt somit nur ein Abrunden und Abschliessen der Kernanlage, die Enden der Kernfäden bleiben dabei dauernd getrennt. Während die Kernfäden sich verlängern, winden sie sich ineinander, kommen auch wohl mit den Enden in Contact, doch ohne wirklich zu verschmelzen. Ein einziger, fortlaufender Kernfaden wird also nicht gebildet, die getrennten Kernfäden der Anlage behalten ihre morphologische Selbständigkeit dauernd bei. Ich sagte schon, dass die Zahl der Fäden hier nachweislich zwölf beträgt, und in dieser Zahl finden sie sich auch in der nächsten Prophase wieder. Es findet somit in diesem Falle auch nicht eine etwa anzunehmende theilweise Verschmelzung von Fadenenden statt und ist demgemäss die Ausbildung der nächsten Theilungsfigur mit keinerlei Segmentirung der Kernfäden verbunden. In diesem Sinne sind alle älteren Angaben über die Theilungsvorgänge in den Pollenmutterzellen der Liliaceen zu corrigiren. Die scheinbaren Segmentirungen in den Prophasen des nächsten Theilungsschritts sind nur Auswickelungen der verschränkten Fäden, die mit Verkürzungen, Umkrümmungen und Lagenänderungen verbunden sind. Wohl

sieht man auch während dieser Umlagerungen einzelne Fäden mit ihren Enden aneinander haften, wodurch Schlingen entstehen, die den Eindruck sich nothwendig machender Quertheilungen hervorrufen, doch sind das eben nur vorübergehende Verbindungen, die auch fehlen können und die sicher oft durch die Einwirkung der Reagentien hervorgerufen werden. Die mit Eau de Javelle behandelten Präparate lassen auch nicht den geringsten Zweifel an der Richtigkeit all' des Vorausgeschickten, denn man erhält in allen Stadien der Anaphase Präparate, die einen Theil, ja auch wohl die sämmtlichen Kernfäden in voller Isolirung zeigen.

Für den Mutterkern der Pollenmutterzelle ist die Aufgabe weniger leicht. Im Stadium des feinfädigen Gerüstes ist kaum eine objective Sicherstellung des Vorhandenseins von Fadenenden auch an Eau de Javelle-Präparaten zu erreichen, diese Sicherstellung wird erst möglich in den beginnenden Anaphasen, auf Stadien freilich, in welchen ich und Andere einen zusammenhängenden, einzigen Kernfaden noch angenommen hatten[1]).

Von besonderer Wichtigkeit schien es mir auch, die Pollenmutterzellen einer Allium-Art in Untersuchung zu nehmen; behauptet doch Guignard[2]), dass man gerade dort sich von der Existenz eines einzigen Kernfadens besonders leicht überzeugen könne. Ich wandte mich an Allium fistulosum und behandelte das Alcohol-Material, wie bei Lilium, mit Eau de Javelle. Dieser gegenüber verhalten sich die Zellkerne der Pollenmutterzellen der genannten Allium-

---

1) Den Stadien 59 und 60, Taf. II, der Controversen entsprechend.

2) Recherches sur la structure etc. p. 32, auch Taf. III, Fig. 68.

Art im wesentlichen so wie diejenigen von Lilium, was ausdrücklich hervorgehoben werden muss, da die Behandlung mit Eau de Javelle unter Umständen auch ganz andere Resultate liefern kann. Das sei hier zunächst nur berührt und im Besonderen bemerkt, dass beispielsweise am Alcohol-Material der Pollenmutterzellen von Helleborus foetidus die Kernfäden sich schneller und leichter als das Cytoplasma lösen. Helleborus foetidus kann demnach gerade entgegengesetzte Bilder wie Lilium- und Allium-Arten geben. Auch an Pollenmutterzellen von Tradescantia virginica war mit Eau de Javelle nichts zu erreichen; die Elemente des Zellkerns zeigten sich zum Mindesten nicht resistenter als das Cytoplasma. — Die durch entsprechend junge Antheren von Allium fistulosum geführten Querschnitte wurden im Wassertropfen des Objectträgers zunächst mit etwas Methylenblau gefärbt, dann mit Deckglas bedeckt und hierauf die Eau de Javelle zugeführt. Man darf nur geringe Mengen von Eau de Javelle anwenden, da diese Pollenkörner ihr weniger als diejenigen von Lilium widerstehen. Das vorausgehende Färben mit Methylenblau erwies sich als Fortschritt in der Methode, denn die tingirten Theile behalten diese Färbung so lange, als sie nicht gelöst werden. Es stört somit nicht, dass durch das Methylenblau der ganze Zellkörper zunächst Färbung annimmt, denn die Eau de Javelle löst und entfärbt zugleich das Cytoplasma, dann in gleicher Weise die Kernwandung und das Kernkörperchen und lässt nur die tingirten Kernfäden zurück. Die Windungen derselben werden alsbald ziemlich weit auseinander getrieben, häufig platzt zugleich unter dem Druck des gequollenen Inhalts die Zellwandung, und der Fadenknäuel des Kerns tritt völlig frei nach aussen hervor. Die Kernplatte der Kerne der Pollenmutterzellen von Allium-Arten zählt nur acht Segmente und

damit hängt es zusammen, dass es bei diesen noch schwieriger als bei Lilium-Arten wird, Enden von Kernfäden in dichten Knäuelstadien aufzufinden. Die richtig regulirte Behandlung mit Eau de Javelle lehrt nun, dass thatsächlich auch bei Allium fistulosum Fadenenden im dichten Knäuelstadium vertreten sind, und es wird somit sehr wahrscheinlich, dass auch dort die acht Kernfäden getrennt im ruhenden Kern erhalten bleiben.

Von den Pollenmutterzellen der Liliaceen wandte ich mich zunächst an den Wandbeleg der Embryosäcke und an das junge Endosperm von Fritillaria imperialis. Von meiner früheren Vorstellung eines einzigen Kernfadens im ruhenden Kern befreit, konnte ich mich jetzt auch dort von der Mehrzahl der Kernfäden überzeugen. Dies gelang bereits an meinen älteren, mit Alcohol fixirten, mit Safranin tingirten, in Dammarlack eingeschlossenen Präparaten; noch besser an Präparaten aus dem jungen Endosperm, die mit Chromosmiumessigsäure fixirt, zum Theil mit Safranin, zum Theil mit Haematoxylin gefärbt, in Dammarlack eingeschlossen waren.

Sehr instructive Präparate ergab alsdann junges, mit Alcohol fixirtes Endosperm von Allium odorum, das mit Methylenblau tingirt und mit Eau de Javelle behandelt wurde. Die Einwirkung des Eau de Javelle zeigte auch hier wieder manche eigenthümliche Abweichungen. Das Cytoplasma löste sich relativ leicht, wenn auch langsamer als in den entsprechenden Pollenmutterzellen; dann folgte wesentlich später die Lösung der Kernfäden, während Nucleolen und eine zarte Kernwandung zurückblieben; zuletzt waren meist nur die Nucleolen da. Kernwandung und Nucleolen zeigen sich hier somit meist resistenter als die Kernfäden, während das Gegentheil in den Pollenmutterzellen zu beobachten war. Zugleich musste es mir auffallen, dass das Gerüstwerk der wesentlich

älteren Kerne in den Zellen der sich bereits bräunenden Samenschale von der Eau de Javelle weit rascher zu einer homogenen Masse gelöst wurde, in der sich scharf die erhalten gebliebenen Nucleolen zeichneten. Um übereinstimmende Resultate im ganzen Präparat zu erzielen, empfiehlt es sich auf das mit wässrigem Methylenblau tingirte Präparat, nach Aufsaugung des Ueberschusses des Farbstoffes, einen Tropfen Eau de Javelle fallen zu lassen und hierauf erst mit Deckglas zu bedecken. Doch auch bei möglichst gleichmässiger Behandlungsweise sind oft Schwankungen in der Aufeinanderfolge der Lösung von einem Präparat zum andern zu verzeichnen. — Ob in dem ruhenden Zellkerne von Fritillaria und Allium alle die späteren Segmente der Kernplatte schon getrennt vorliegen, ist schlechterdings nicht zu unterscheiden, ebenso wenig als dies in dem Mutterkerne der Liliaceen-Pollenmutterzellen möglich war; Thatsache ist nur, dass sich Fadenenden nachweisen lassen. Auch konnte ich mich jetzt nicht mehr von einer Segmentirung der Kernfäden während der Prophasen überzeugen. Es schien vielmehr nur eine Verkürzung, Umlagerung und Auswickelung ineinander verschränkter, doch von Anfang an getrennter Fäden vorzuliegen. Instructiv ist im Hinblick auf die uns beschäftigende Frage auch eine Erscheinung, die häufig während der Ausbildung der Tochterkerne bei Fritillaria, Allium und bei anderen ähnlichen Objecten zu beobachten ist, die bis jetzt aber nicht gebührend berücksichtigt wurde. Nachdem nämlich die Tochtersegmente ihre äquatorialen Enden einwärts gekrümmt und eingezogen haben, können einzelne dieser Enden noch eine Zeit lang geradlinig aus der Kernanlage hinausragen. Angenommen nun, alle Segmente sollten miteinander zu einem einzigen Kernfaden verschmelzen, so wäre doch jedes Segmentende auf ein ganz bestimmtes, anderes

Segmentende angewiesen. Wie nun ein verspätetes Segmentende in den dichten Knäuel der bereits stark geschlängelten Fäden das andre ihm zukommende finden sollte, ist nicht ganz ersichtlich.

Relativ leicht ist es auch, in den Zellkernen aus dem Wandbelege der Embryosäcke von Galanthus nivalis und von Leucojum aestivum, die Enden der Kernfäden aufzufinden. Es gelingt dies schon in relativ dichten Knäuelstadien. Prachtvolle Präparate von überraschender Schärfe erhielt ich im Wandbeleg von Leucojum aestivum, als ich denselben mit Methylenblau färbte und der Behandlung mit Eau de Javelle aussetzte. Auf Grund solcher Präparate kann ich auch auf das Bestimmteste behaupten, dass während der Umlagerung der Kernfäden, die nach Auflösung der Kernwandung zur Bildung der Kernplatte führen, dort keinerlei Segmentirung der Kernfäden mehr stattfindet. Polwärts gerichtete Schleifen in dem Stadium der Umlagerung zur Kernplatte werden nicht durchbrochen, vielmehr durch Hervorziehung und Geradestreckung der eingekrümmten Fadenenden ausgeglichen. Da der Faden sich gleichzeitig verkürzt, so braucht schliesslich sein polares Ende nicht weiter von der Aequatorialebene entfernt zu sein, wie zuvor die Schleife. Vielfach sind auch die bereits gestreckten Enden der Segmente miteinander verklebt, was die Vorstellung einer nothwendig sich machenden Segmentirung erweckt. Man bemerkt übrigens, dass es oft mehr als zwei Fadenenden sind, die sich in dieser Weise verbunden zeigen.

Auch im Thierreich war allgemein eine Verschmelzung der Fadenenden während der Anaphasen und eine Segmentirung während der Prophasen angenommen worden; erst Rabl trat dieser Annahme theilweise entgegen. „Ich habe“,

schreibt er [1]), „oben die Möglichkeit zugegeben, dass einzelne Fäden miteinander zu grösseren Fadenabschnitten verschmelzen, und will sogar nicht bestreiten, dass bei gewissen Kernen alle Knäuelfäden mit einander in Verbindung treten. Ich habe mich aber weder beim Salamander noch beim Proteus mit Sicherheit davon überzeugen können.“ An einer anderen Stelle hebt er dann hervor, dass schon in der Knäuelform, dem Zustande des s. g. segmentirten Knäuels, vierundzwanzig Fäden da sind, das heisst die volle Zahl derselben vertreten ist. „Es ist möglich und selbst wahrscheinlich“, fügt er hinzu [2]), „dass Anfangs eine geringere Anzahl von Fäden vorhanden war und nur allmählich, durch weitere Quertheilung grösserer Fadenstücke, deren vierundzwanzig entstanden sind“. Die für spätere Stadien angegebenen Quertheilungen der Fäden stellt Rabl ganz entschieden in Abrede [3]).

In welchen Fällen die volle Zahl der primären Segmente der Theilungskörper getrennt in dem ruhenden Zellkern vorliegt, in welchen anderen Fällen die Segmentirung einer geringeren Anzahl von Fäden während der Prophase zu erfolgen hat, bei welchen Objecten nur ein einziger Faden im ruhenden Zellkern vertreten ist, ob nicht Vermehrungen und Segmentirungen von Fäden nach Bedürfniss überall möglich sind, das werden erst weitere Untersuchungen sicherzustellen haben. — Es leuchtet ein, dass die Constanz der Segmentzahl, wie sie für die Theilungsfiguren in den Pollenmutterzellen der Liliaceen sicherzustellen ist, durch die Thatsache des Fortbestehens dieser Segmente als getrennter Fäden in

1) Ueber Zelltheilung. Morph. Jahrb. Bd. 10 p. 284.
2) l. c. p. 238.
3) l. c. p. 256.

den ruhenden Zellkernen sich ohne weiteres erklärt. Andererseits habe ich doch aber allen Grund anzunehmen, dass in den rein vegetativen Geweben die Zahl der Segmente in den Theilungsfiguren sich nicht völlig gleich bleibt. Ich untersuchte auf diese Verhältnisse die jugendlichen Gewebe verschiedener Monocotylen, wie Lilium bulbiferum, Fritillaria persica, Tradescantia subaspera, auch Dicotyledonen, wie Helleborus foetidus u. a. m. und fand, dass die Zahl der Kernfäden dort meist um sechzehn schwankt, ohne sich aber streng an diese Zahl zu halten. Dabei hebe ich ausdrücklich hervor, dass ich stets darauf bedacht war, nur die Theilungsfiguren derselben Gewebe gleichzeitig in Vergleich zu ziehen, also etwa nur Theilungsfiguren aus dem Mark, aus der Epidermis, aus der Antheren- und Fruchtknotenwandung, aus den einzelnen Theilen der Samenknospen, so dass die Schwankungen sich nicht aus dem Vergleich heterogener Elemente ergaben. Relativ hohe Segment-Zahlen sind in dem Wandbeleg der Embryosäcke beobachtet worden, sie dürften eine Folge der Verschmelzung aus zwei Kernen sein, welcher der secundäre Embryosackkern seine Entstehung verdankt. Bereits Guignard hat hierauf hingewiesen. Es ist rationell, meint er, anzunehmen, dass das Anwachsen der Zahl chromatischer Segmente in den Endosperm-Kernen eine Folge der Verschmelzung ist, die dem secundären Zellkern des Embryosacks den Ursprung gab“ [1]). Guignard schätzt die Zahl der Segmente in den Endospermkernen von Lilium Martagon auf vierundzwanzig und mehr; für die Zellkerne, die durch die Theilung des ersten, primären Zellkerns im Embryosack entstanden sind, giebt er zwölf und sechzehn Segmente an.

1) Nouvelles recherches sur le noyau cellulaire, Ann. des sc. nat. Bot. T. XX. p. 343.

Der obere Zellkern und seine Nachkommen, welche den Eiapparat liefern, sind nach Guignard constant mit zwölf Segmenten versehen, während der untere und seine Nachkommen, die zur Bildung der Gegenfüsslerinnen bestimmt sind, in den meisten Fällen sechzehn Segmente besitzen sollen [1]). Guignard giebt weiter an, dass die verschiedenen Gewebe von Lilium, so diejenigen der Samenknospen, der Fruchtknoten und der Blüthenstiele, Zellkerne mit sechzehn Segmenten aufweisen. Er erblickt darin eine Analogie mit den sechzehn Segmenten der Antipodenkerne, die ja ebenfalls der vegetativen Sphäre zuzuzählen seien [2]). An der Richtigkeit der Guignard'schen Angabe für das häufige Auftreten von sechzehn Segmenten in den Kernen des unteren Embryosackendes habe ich keinen Grund zu zweifeln; scheint mir doch seine Angabe durch die beigefügten Figuren [3]) hinlänglich gestützt. Ob die Uebereinstimmung der Segmentzahl mit derjenigen der umgebenden Gewebe auf den vegetativen Charakter der unteren Embryonalkerne zurückzuführen sei, muss dahingestellt bleiben. Ich glaube, es kommt auf die volle Constanz der Segmentzahl in den Antipodenkernen überhaupt nicht an, wohl aber in den Kernen des Eiapparates. Ob die Erscheinung einer Vermehrung der Segmentzahl auch bei anderen Pflanzen wiederkehrt, müssen spätere, nicht eben leicht anzustellende Beobachtungen lehren. Die Eau de Javelle dürfte berufen sein, die Aufgabe in manchen Fällen zu erleichtern. — Interessant ist der von Guignard in den Embryosäcken von Lilium beobachtete Fall aber noch dadurch, als er zeigt, dass ein Zellkern unter Umständen

---

1) l. c. p. 334.

2) Ebendas.

3) l. c. Taf. 15 und 16, Fig. 18 bis 21.

Tochterkerne liefern kann, die beim nächsten Theilungsschritt eine verschiedene Anzahl von Segmenten nachweisen. Guignard hebt hervor, der untere Zellkern werde oft nachweislich besser ernährt und zeichne sich manchmal frühzeitig schon durch etwas bedeutendere Grösse vor seinem Schwesterkern aus. So mag denn die bessere Ernährung ein stärkeres Wachsthum einzelner begünstigter Fäden veranlassen und deren spätere Segmentirung nothwendig machen. Auch mir fiel es vielfach auf, dass die frei sich durch Theilung vermehrenden Endospermkerne in dem besonders plasmareichen oberen Ende des Embryosacks durch grössere Segmentzahl ausgezeichnet sind. So fand ich es namentlich bei Allium odorum und Leucojum aestivum. Nicht selten fällt in den Theilungsfiguren der Gewebe eine ungleiche Grösse der Segmente auf. Es liesse sich aber wohl denken, dass das Ueberschreiten einer bestimmten Segmentlänge zur Theilung, das Zurückbleiben unter einer bestimmten Länge etwa zu Vermehrungen führe. Auch Rabl macht für Salamanderlarven auf die Thatsache aufmerksam, „dass die Länge der Fadensegmente sehr beträchtlich variirt und in einem und demselben Knäuel Fäden von sehr ungleicher Länge angetroffen werden können [1]). Sehr segmentarme Theilungsfiguren sind mir vielfach in älteren Gewebstheilen der untersuchten Pflanzen, an Orten, wo die Theilungsvorgänge bereits im Erlöschen waren, begegnet, und führt beispielsweise Fig. 28, Taf. III, eine solche Kernplatte aus dem Parenchym des Blüthenstiels von Lilium bulbiferum vor. Ob übrigens die bedeutende Grössenabnahme, welche die Zellkerne in älteren Geweben erfahren, mit einer Reduction der Kernfäden constant verbunden ist, vermag ich noch nicht anzugeben.

---

1) l. c. p. 252.

Eine plötzliche Zunahme der Segmentzahl ist vielfach die Folge von Kernverschmelzungen. Solche Kernverschmelzungen sind besonders häufig in den Zellen der ersten aus dem Wandbelege des Embryosacks erzeugten Endospermschicht; gelegentlich kommen sie auch später vor, wenn nach erfolgter Kerntheilung die Zelltheilung aus irgend welchem Grunde unterblieb. Bei manchen Pflanzen sind Kernverschmelzungen in der ersten Endospermschicht geradezu Regel und so habe ich denn schon vor längerer Zeit auf gewisse Corydalis-Arten als auf besonders typische Objecte solcher Art hingewiesen [1]. In jungen Endospermzellen von Corydalis pallida können beispielsweise in Folge von Verschmelzung einer grösseren Zahl von Zellkernen Kernplatten von ganz unglaublicher Breite und dementsprechendem Segmentreichthum zu Stande kommen. — Aus einer Verschmelzung, und nicht anderen Ursachen, erklärt sich, meiner Auffassung nach, auch der von Guignard im Embryosack von Lilium candidum beobachtete Fall, in welchem das obere Embryosackende zwei Zellkerne in Theilung, das untere nur einen solchen Zellkern, doch mit annähernd doppelter Segmentzahl, zeigt [2]. Guignard meint [3], der untere Embryosackkern sei hier um einen Theilungsschritt hinter dem oberen zurückgeblieben, während ich, meinen sonstigen Erfahrungen nach, kaum daran zweifeln kann, dass im unteren Embryosackende die beiden durch den ersten Theilungsschritt enstandenen Zellkerne mit einander verschmolzen seien und das einzige Theilungsbild das Product dieses Verschmelzungsprocesses sei. Die nach

---

1) Zellbildung und Zelltheilung. III. Aufl. p. 26.

2) Structure et division du noyau cellulaire, Ann. des sc. nat. Bot. T. XVII. Taf. IV, Fig. 111.

3) Ebenda p. 27.

Guignard's Angaben und Zeichnungen mindestens doppelte Segmentzahl in dieser Theilungsfigur spricht entschieden für meine Auffassung, wie denn in diesem Verhalten ein vollständiges Analogon dessen gegeben ist, was weiterhin für den secundären Embryosackkern zutrifft. — Die durch Verschmelzung von Zellkernen veranlasste Vermehrung der Kernfäden braucht aber nicht eine dauernde zu sein und beweist eben auch die Möglichkeit einer Herabsetzung der Segmentzahl in den aufeinander folgenden Theilungsschritten. So muss es beispielsweise bei Corydalis pallida sein, wo trotz der constanten Kernverschmelzungen bei der Endospermanlage, in älteren Endospermzellen meist nur annähernd gleichzählige, etwa sechzehn Segmente führende Kernplatten vorliegen.

Wie aus den angeführten Thatsachen und den gegebenen Erörterungen folgt, kann ich für eine volle Constanz der Segmentzahl in den vegetativen Geweben der Pflanzen nicht eintreten. Auffallend häufig ist mir dort die Zahl sechzehn begegnet, doch meist mit merklichen Abweichungen. Wie weit solche gehen können, zeigt am besten das Endosperm von Allium odorum, das fast in jedem Präparat auffallende Schwankungen bietet. Völlig constant in ihrer Fadenzahl scheinen nur, so weit die Beobachtungen reichen, die Zellkerne generativer Zellen zu sein. Für die Pollenmutterzellen von Liliumarten konnte ich dies wenigstens mit voller Sicherheit constatiren, da ich Zählungen an Hunderten von Zellen vorgenommen habe. Ebenso habe ich in Hunderten von Pollenmutterzellen von Chlorophytum Sternbergianum constant zwölf Segmente gefunden, doch bin ich auch auf eine Anthere gestossen, deren Pollenmutterzellen übereinstimmend vierzehn Kernfäden führten. Für die volle Constanz der Segmentzahl in den Zellkernen, die den Eiapparat in den Embryo-

säcken aufbauen, fehlt es noch an hinreichenden Erfahrungen, die eben auch nicht leicht werden zu gewinnen sein.

In den Epithel- und Bindegewebszellen der Salamandralarven beträgt die Zahl der Kernfäden vierundzwanzig. Diese Zahl ist aus elf sicheren Zählungen von Flemming und Rabl gewonnen worden. In keinem Falle liess sich mit Bestimmtheit eine grössere Zahl nachweisen, so dass Rabl die genannte Zahl für constant hält [1]). Flemming geht noch weiter [2]) und glaubt, dass für jede Zellenart in Bezug auf die Menge der „Kernschleifen" ein bestimmtes Zahlengesetz existirt. Ich bin wie gesagt für die Pflanzen zu einem anderen Resultat gelangt, was zur weiteren Prüfung auch der für Thiere gemachten Angaben, die sich ganz vorwiegend auf Salamandra beziehen, anregen dürfte. In den Spermatocyten von Salamandra beträgt die Zahl der Kernfäden nach Flemming [3]) zwölf und ist dort sicher constant, was zu den Befunden in den Pollenmutterzellen der Pflanzen gut passen würde. „Es scheint", meint Flemming, „nach den Angaben und Figuren anderer Forscher auf botanischem Gebiet, sowie nach denen Carnoy's über Arthropoden annehmbar, dass bei den männlichen Keimzellen überhaupt Neigung zu Reduction der Segmentzahl herrscht. Für die weiblichen Keimzellen würde das Ascarisei mit seinen vier Schleifen ein eclatantes Beispiel gleicher Art darstellen; es darf aber gewiss nicht verallgemeinert werden, denn bei den Eiern anderer Thiere (z. B. Echinodermen) ist die Zahl wiederum sehr beträchtlich" [4]). Im Anschluss an diese An-

1) l. c. p. 248

2) Neue Beiträge, Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIX, p. 443.

3) Ebendas. p. 442.

4) l. c. p. 443.

gaben von Flemming sei bemerkt, dass v. la Valette St. George für die Spermatocyten von Forficula auricularis ebenfalls zwölf Segmente, also eben so viel wie bei Salamandra, als constant angiebt[1]); Platner zählte hingegen dreissig Segmente in den Spermatocyten der Lepidopteren[2]). Für die Keimbläschen der Eier von Ascaris megalocephala sind nach Boveri zwei, für diejenigen von Ascaris lumbricoides vierundzwanzig Segmente typisch[3]).

Den Flemming'schen Wahrnehmungen gemäss, macht sich auch bei den Pflanzen vielfach eine Neigung zur Reduction der Segmentzahl in den generativen Zellen, welche die Geschlechtsproducte zu liefern haben, geltend. So führen Lilium, Tradescantia, Helleborus foetidus zwölf, Alstroemeria, Allium sogar nur acht Kernfäden in den Pollenmutterzellen, während ich bei allen diesen Pflanzen die Zahl sechzehn in den Geweben dominirend fand. Bei Liliumarten konnte ich mit Hilfe von Eau de Javelle constatiren, dass sechzehn Segmente auch den Kernen der Antherenwandung zukommen, dass sechzehn Segmente selbst in den sich theilenden Archesporzellen, den Urmutterzellen des Pollens, noch vertreten sind und die Zahl zwölf wirklich erst in den Pollenmutterzellen auftritt. Ob aber in allen Fällen solche Zahlenreductionen in den Pollenmutterzellen sich einstellen, müssen weitere Untersuchungen zeigen. Eine solche Reduction ist mir bereits fraglich für Convallaria majalis, welche 16 Segmente in den Pollenmutterzellen führt, noch mehr für Muscari neglectum, welches deren 24 aufweist. Eine Re-

1) Zelltheilung und Samenbildung bei Forficula auricularis, Festschrift für A. v. Köllicker, 1887. Sep.-Abdr. p. 8.

2) Die Karyokinese bei den Lepidopteren. Internat. Monatsschrift für Anat. und Hist. Bd. III. 1886. p. 357.

3) Zellen-Studien, 1887. p. 62, 64.

duction der Segmentzahl würde andererseits auch für die Kerne des Eiapparates von Lilium gelten, die nach Guignard nur zwölf Kernfäden führen, während das umgebende Gewebe der Samenknospen deren circa sechzehn in den Kernen aufweist. — Von Interesse schien es mir festzustellen, ob in den generativen Zellkernen weiterhin noch eine Veränderung der Segmentzahl eintritt, bevor dieselben im Spermakern zur Ausübung ihrer geschlechtlichen Function gelangen. Als günstigstes Object für diese Aufgabe stellte sich Chlorophytum Sternbergianum heraus, auf welches, sowie auf Convallaria majalis, des bedeutenden Zeitaufwandes wegen, welchen solche Untersuchungen verursachen, meine Angaben sich beschränken sollen. Vorausgeschickt sei zunächst, dass ich in keinem der bis jetzt untersuchten Fälle gefunden habe, dass die Zahl der Kernfäden in den Pollenmutterzellen beim weiteren Theilungsschritt verringert worden wäre. Das ist somit auch bei Chlorophytum Sternbergianum nicht der Fall. Da die Pollenkörner von Chlorophytum Sternbergianum sehr durchsichtig bleiben, so lässt sich auch die Zahl der Segmente in der Kernplatte, respective besser noch in der Sternform der Tochteranlage, bei der Theilung des progamen Zellkerns in einen vegetativen und einen generativen, unschwer abzählen. Die Zahl beträgt hier ebenfalls zwölf und zeichnen sich die Kernfäden im Verhältniss zu denjenigen in der Pollenmutterzelle, nur durch bedeutend geringere Dicke aus. Die nöthigen Präparate erhält man durch Zerdrücken junger Antheren in Essigsäure-Jodgrün. Die Möglichkeit, die Körner durch Rücken am Deckglas zu rollen, erleichtert sehr die Abzählung der Segmente. Wie ich das früher schon gezeigt habe [1]), erfährt der generative Zellkern im Pollenschlauch, respective schon im Pollenkorn, eine nochmalige Theilung, und

1) Neue Unters. ü. d. Befruchtungsvorgang p. 10, 15.

auch diese galt es daher in Betracht zu ziehen. Aussaaten der Pollenkörner in Zuckerlösungen verschiedener Concentration, mit und ohne Zusatz von Gelatine, ergaben zunächst keine Schlauchbildung, doch stellte sich gleich bei der ersten Aussaat die sehr willkommene Erscheinung der Theilung des generativen Zellkerns innerhalb des Pollenkorns ein. Diese Theilung erfolgte in ca. zehnprocentigen, mit anderthalb Procent Gelatine versetzten Zuckerlösungen, bei Temperaturen von 25 ^{0} C., im Wärmeschrank, schon nach etwa einer Stunde. Die im hängenden Tropfen kleiner feuchter Kammern ausgesäten Pollenkörner wurden daher nach Ablauf dieser Zeit mit Essigsäure-Jodgrün fixirt und tingirt. Der generative Zellkern theilt sich innerhalb seiner langgestreckten, spindelförmigen Zelle. Diese Zelle liegt der gekrümmten Wandung des Pollenkorns an und dementsprechend zeigt sich auch die Theilungsfigur stark gebogen. Während der Theilung des generativen Zellkerns schwindet die Wandung seiner Zelle, eine Zelltheilung folgt somit der Kerntheilung nicht und wird die Zahl der aus den Spindelfasern hervorgegangenen Verbindungsfäden zwischen den beiden Schwesterkernen nicht vermehrt. In der Kernplatte des Mutterkerns sowohl, als auch in der Sternform der beiden Tochteranlagen, stellt man nun wieder mit Bestimmtheit die Zwölfzahl der Segmente fest; nur hat eine weitere Volumenabnahme derselben stattgefunden. In fünfundzwanzigprocentiger Zuckerlösung gelang es mir später die Pollenkörner, wenn auch spärlich, zum Austreiben ihrer Schläuche zu bewegen. Da zeigte es sich denn, dass normaler Weise die Theilung des generativen Kerns erst im Pollenschlauch erfolgt. Für die Abzählung der Segmente waren die Theilungen im Innern des Pollenkornes aber wesentlich günstiger, weil sie es leicht gestatteten, die erwünschten Ansichten der Theilungsfiguren durch Rollen

der Körner zu gewinnen. — Für Chlorophytum Sternbergianum ist hiermit erwiesen, dass eine weitere Veränderung der Segmentzahl auf diejenige im Mutterkern der Pollenmutterzelle nicht folgt. Nicht anders ist es bei Convallaria majalis. An diese Pflanze mich zu wenden, sah ich besondere Veranlassung wegen der relativ hohen Segmentzahl, die sie in den Pollenmutterzellen führt. Die entsprechenden Untersuchungen bei Convallaria sind freilich mit bedeutenden Schwierigkeiten verbunden und die Abzählung der Segmente war nur in günstigsten Fällen möglich. Ich verfuhr so, dass ich die Bilder zeichnete und die Segmente erst in den Figuren zählte. Auf diese Weise gelang es mir schliesslich doch, für alle Theilungsschritte entscheidende Resultate zu gewinnen. Für die Beobachtung zu brauchen waren nur die in Essigsäure-Jodgrün fixirten und tingirten Präparate, hingegen nicht das stark geschrumpfte Alcohol-Material. Wie bereits erwähnt wurde, führt der Mutterzellkern der Pollenmutterzellen von Convallaria majalis sechzehn Doppelsegmente in der Kernplatte. Sechzehn Segmente sind alsdann auch in den Kernplatten der Tochterkerne abzuzählen. Relativ günstig zeigte sich für die Abzählung die Kernplatte des progamen Zellkerns des jungen Pollenkorns, während die Theilung des generativen Zellkerns besondere Schwierigkeiten der Untersuchung entgegenbrachte. Die Theilung erfolgte innerhalb der Culturen in den leicht zu erzielenden Pollenschläuchen. In zehnprocentiger, mit anderthalb Procent Gelatine versetzter Zuckerlösung, bei Temperaturen von ca. 25° C., werden die Schläuche nach etwa drei Stunden getrieben. Nach Ablauf von sechs Stunden kann man in den mit Essigsäure-Jodgrün fixirten Präparaten alle Theilungsstadien finden. Die Zahl sechzehn bleibt auch hier erhalten, im Pollenschlauch stellt man sie oft noch am besten im lockeren Knäuel der stark gestreckten Kerne fest. Auch

leisten manchmal für die Zählung aus geplatzten Schläuchen hervorgetretene Kerne gute Dienste. Der vegetative Zellkern geht im Pollenschlauch meist voraus, öfters ist er zu einem relativ dünnen, schraubig gewundenen Faden gestreckt.

Dass eine Verschmelzung von Kernfäden wirklich möglich ist, das beweisen vor allem die von Flemming in den Spermatocyten der Salamandra beobachteten Vorgänge [1]). Die zwölf secundären Segmente, welche in die Bildung der Tochterkerne eingehen, erfahren im Diaster-Stadium eine ganz typische Längsspaltung, so dass im Resultat vierundzwanzig Kernfäden den Tochterkern aufbauen. In der nächsten Prophase treten aber wieder nur zwölf Kernfäden auf, so dass eine Verschmelzung von Segmenten nothwendig stattgefunden haben muss. Eine Längsspaltung und hierauf folgende Vereinigung der secundären Segmente in den Tochterkernanlagen geben Ed. van Beneden und A. Neyt [2]) auch für die sich furchenden Eier von Ascaris megalocephala an, doch stellt Boveri [3]) diese Angaben in Abrede.

Auf welche Art die plötzliche Reduction der Segmentzahl in Pollenmutterzellen sich vollzieht, bleibt aufzuklären. Dass sie thatsächlich stattfindet, haben wir gesehen. Die Annahme einer Ausstossung von Kernfäden ist bei Anlage der Pollenmutterzellen ausgeschlossen, so lassen sich eben nur Verschmelzungen annehmen, um die Reduction zu er-

---

1) Neue Beiträge zur Kenntniss der Zellen, Archiv f. mikr. Anat., Bd. XXIX. p. 414, 442.

2) Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'Ascaris mégalocephale, Bull. de l'Acad. roy. de Belgique, 3. sér. T. XIV, No. 8, 1887, p. 46.

3) Ueber Differenzirung der Zellkerne während der Furchung des Eies von Ascaris megalocephala. Anatomischer Anzeiger, Jahrg. II, 1887, p. 689.

klären. Dass aber solche Verschmelzungen bestimmte Zahlen zu ergeben im Stande sind, wird nur bei Berücksichtigung der regelmässigen Vertheilung der Fäden im Kern, wie sie im nächsten Abschnitt zur Sprache kommen soll, begreiflich. Man könnte sich zum Beispiel vorstellen, dass alle im Innern des Kerns verlaufenden Fäden mit den peripherisch gelegenen sich verbinden und so die zuvor gegebene Zahl der Kernfäden auf diejenige der peripherischen reducirt werde.

Eine Verschmelzung der Kernfäden, freilich in ganz anderer Art wie die bisher entwickelten, stellt sich bei Ausbildung der Spermatozoen der Gefässkryptogamen und der höheren Thiere ein. In dem schraubig gewundenen Körper der Spermatozoen der Gefässkryptogamen, in dem Kopf der Spermatozoen höherer Thiere sind die einzelnen Kernfäden, die diesen Gebilden den Ursprung geben, nicht mehr zu unterscheiden. Auch mit Reagentien gelingt eine Zerlegung des Spermatozoen-Körpers in Kernfäden nicht; eine Sonderung in solche erfolgt dann aber trotzdem wieder, in dem natürlichen Verlauf der Entwicklung, innerhalb des Spermakerns vor der Befruchtung.

Auffallende Erscheinungen, die mit einer Reduction der Masse, doch einer Zunahme der Zahl der Segmente verbunden sind, werden von Boveri in den Furchungskugeln von Ascaris megalocephala beschrieben [1]). Die Furchungsspindel des Eies führt vier Schleifen und solche erhalten auch, nach erfolgter Längsspaltung, die Tochterkerne. Doch nur in einem Tochterkerne sollen sich nach dem ersten, respective dem zweiten Theilungsschritt die vier Kernfäden erhalten, in dem andern zerfallen sie während der Prophase in eine grosse Anzahl von isolirten Körnern. „Nur die central gelegenen

1) Ebendas. p. 690 ff.

kleineren Körnchen, welche bei weitem den geringeren Theil der chromatischen Substanz enthalten, verbleiben dem Kern", die peripherischen, grösseren, werden ausgestossen und schliesslich aufgelöst. Aus den centralen Körnchen entsteht die Kernplatte, mit über 60 Segmenten, die nach der Theilung sehr wenig färbbare Tochterkerne liefern. Diese Kerne theilen sich mit der gleichen Zahl kleiner Segmente fort. Es findet sich somit in der Blastula nur eine Zelle, welche die vier Kernfäden in der ursprünglichen Form weiterführt.

Alle diese Möglichkeiten einer Aenderung der Segmentzahl, sowie auch zeitweiliger Verschmelzung der Kernfäden innerhalb der Spermatozoen, führen mich dazu, den einzelnen Abschnitten des Kernfadens nur eine relative Selbständigkeit zu vindiciren. — In der That haben alle neueren Untersuchungen, wenn wir von der temporären Verschmelzung im Spermatozoen-Körper absehen, eine grosse Selbständigkeit der Kernfäden ergeben, doch ist diese in der Erhaltung des Kernfadens selbst, nicht in der Zahl seiner einzelnen Abschnitte begründet. Dieser Zahl als solche möchte ich hingegen nur eine untergeordnetere Bedeutung beilegen, die vielleicht zur Mechanik des Theilungsvorgangs in Beziehung stehen dürfte. Nächst verwandte Gebilde, wie die so überaus gleichen Pollenkörner der Liliaceen, können in der Zahl der Kernfäden weit von einander abweichen, und Boveri selbst findet in den Richtungsspindeln von Ascaris megalocephala nur zwei, in denjenigen von Ascaris lumbricoides 24 Segmente. Auch fand ich gelegentlich selbst in den Pollenmutterzellen von Chlorophytum Sternbergianum 14 statt 12 Kernfäden, ohne dass dadurch die sonstigen Entwicklungsverhältnisse beeinträchtigt worden wären. Die für verschiedene Fälle erwiesene Constanz der Zahl der Kernfäden in den Geschlechtsproducten hat aber wohl die Bedeutung eines



auf diesem Wege besonders leicht herzustellenden constanten Verhältnisses, respective einer Gleichheit der bei der Befruchtung zu vereinigenden Kernfaden-Mengen.

Wir haben vorhin bei Besprechung der Vereinigung von Kernfäden gleichzeitig schon auf Angaben über eine zweite Längsspaltung derselben innerhalb der Tochterkernanlagen hinweisen müssen. Die Bedeutung dieser Längsspaltung des secundären Segments ist noch räthselhaft. Eine principielle Wichtigkeit kann ihr nicht zukommen, da Flemming feststellte, dass sie in den Spermatocyten von Salamandra nur bei derjenigen Theilungsform vorkommt, die er als heterotypisch bezeichnete, während sie bei der homöotypischen Theilungsform unterbleibt [1]. — Angaben über Längsspaltung secundärer Segmente im Pflanzenreich sind nur spärlich vertreten. So bemerkt Heuser am Schlusse seiner „Beobachtungen über Zelltheilung" [2], es sei ihm in den Pollenmutterzellen von Tradescantia virginica ein Fall bekannt geworden, der bedeutend von den andern Vorgängen der Kerntheilung abweicht und zugleich zeigt, dass die Resultate dieser Vorgänge nicht ohne weiteres verallgemeinert werden können. In den Pollenmutterzellen von Tradescantia virginica seien die Elemente „in der Sternform" aussergewöhnlich lang und reichten von Pol zu Pol. Ihre eigentliche Theilung werde nicht durch Längsspaltung, sondern durch Quertheilung in der Nähe des Aequators besorgt, dann erst, also nach der Anlage der Tochterkerne, erfolge die Längsspaltung der Tochterstrahlen. — Dass eine Längsspaltung der primären Segmente der Kernplatte auch in den Pollenmutterzellen von Tradescantia virginica erfolgt, ist bereits von Guignard [3])

1) Vergl. Flemming, Neue Beiträge p. 400, 442.

2) Bot. Centralblatt 1884, Bd. XVII, p. 154.

3) Nouvelles recherches p. 358.

festgestellt worden; derselbe erwähnt hingegen einer Längsspaltung der secundären Segmente in den Tochteranlagen nicht. Eine andere Angabe über Längsspaltung der Tochtersegmente rührt von Juranyi[1]) her. Er schildert und bildet dieselbe für die Tochterkerne in den Pollenmutterzellen von Ceratozamia longifolia ab. Auch will Carnoy[2]) drei Figuren mit Längsspaltung der secundären Segmente im Scheitel des Embryosackes von Paris quadrifolia und eine solche Figur bei Majanthemum bifolium gesehen haben, ebenso giebt er an, dass ihm in einem Querschnitt des Perianths von Lilium candidum zwei „couronnes polaires" begegnet seien, gebildet aus nur wenigen Stäbchen, deren einige den Beginn einer Längsspaltung aufwiesen. Alle diese für Pflanzen gemachten Angaben bedürfen noch der Bestätigung.

Ein einziger Kernfaden ist sicher in den Kernen der Speicheldrüsen und anderer Organe der Chironymuslarve nachgewiesen [3]). Dieser Faden ist vielfach gewunden und steckt mit seinen beiden Enden entweder in einem einzigen oder in zwei Kernkörperchen. Dass dieser Befund bei Chironymus nicht mehr dazu verwerthet werden kann, um das Vorhandensein eines einzigen Kernfadens, auch in anderen Zellkernen zu stützen, ist nach dem Vorausgeschickten klar.

---

1) Beobachtungen über Kerntheilung, aus den Sitzungsber. der ungarischen Acad. d. Wiss., 1882, p. 70. Abbildungen G. u. G'. p. 72.

2) La Cytodiérèse chez les Arthropodes, in la Cellule, 1884. Bd. I, p. 332.

3) Balbiani, Zool. Anzeiger 1881, No. 99, 100. Flemming, Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung p. 111.

V. Das lockere Knäuelstadium und das Polfeld.

„Die Stränge in den ruhenden Kernen der Spermatocyten von Salamandra sind“, schreibt Flemming[1]), „zu einer Stelle am Kernumfang, dem Rabl'schen Polfeld, in der Weise orientirt, welche Rabl als allgemeines Gesetz für den Kern sowie für die Knäuelstadien ermittelt hat. An dem Polfeld der Tochterknäuel ist zuweilen, aber nicht durchgehend, die bekannte Einbuchtung der Figur zu finden, welche bei andern Zellenarten weit auffallender und lange bekannt, von Heuser und Rabl besonders hervorgehoben und durch die Entdeckung des letzteren Forschers wichtig geworden ist, als Ausdruck dafür, dass hier auch für die folgende Ruhepause des Kerns die Polstelle prädestinirt werden wird[2]).“

Was Rabl selbst anbetrifft, der auf das Polfeld zuerst aufmerksam gemacht hat[3]), so schildert er dasselbe als eine Stelle am Kernumfang, nach welcher im Knäuelstadium der Mutter- wie der Tochterkerne die Schleifen der Kernfäden gerichtet sind. Während der ersten Veränderungen, die sich in denjenigen Kernen abspielen, die sich theilen sollen, macht sich bereits eine Neigung der Fäden geltend, quer

---

1) Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle, Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIX, p. 403.

2) Ebendas. p. 428.

3) l. c. p. 225 ff.

zur Längsaxe zu verlaufen. Die Fäden werden dicker, nehmen Tinctionsmittel begieriger auf und der Kern tritt in das Stadium des dichten Knäuels ein. An der einen Kernseite wird jetzt das Polfeld deutlich sichtbar. Diese Kernseite bezeichnet Rabl als Polseite des Kerns, die entgegengesetzte als Gegenpolseite. Rabl findet, dass zahlreiche Fäden von der Gegenpolseite kommend, an der Polseite in die Nähe des Polfeldes oder in dieses selbst reichen, schleifenförmig dort umbiegen und dann wieder in vielen kleinen, unregelmässigen Windungen in die Nähe ihres Ausgangspunktes zurückkehren. Meistens halten sich diese Fäden in ihrem ganzen Verlauf dicht an der Oberfläche oder ziehen auch, wiewohl selten, nachdem sie im Polfeld eine Schlinge gebildet haben, durch den Binnenraum des Kerns zur Gegenpolseite zurück. Andere Fäden, deren Zahl übrigens immer eine kleinere ist, ziehen gleichfalls von der Gegenpolseite kommend, quer durch die Kernhöhle, zum Polfeld, bilden hier gleichfalls eine Schlinge und benutzen wieder die Kernhöhle zum Rückweg. An der Gegenpolseite sind die Fäden meist quer zur Längsaxe des Kerns gerichtet, dort sind auch Unterbrechungen der Fäden zu constatiren. Noch klarer wird die geschilderte Anordnung der Kernfäden im Stadium des lockeren Knäuels.

Das Polfeld, durch die von Rabl geschilderte Anordnung der Kernfäden bedingt, ist auch bei den Pflanzen vorhanden. Wir wollen dasselbe an den Zellkernen aus dem Wandbeleg des Embryosackes und aus dem jungen Endosperm von Fritillaria imperialis zunächst in's Auge fassen. Diese Zellkerne spielen, ihrer bedeutenden Grösse wegen, für das Pflanzenreich annähernd dieselbe Rolle, wie die Urodelen-Kerne für das Thierreich. Zu erkennen ist das Polfeld auch bei Fritillaria deutlich erst, wenn der Zellkern in das lockere Knäuelstadium tritt, wenn seine Fäden sich wesentlich verkürzt und

verdickt haben, ihr Verlauf sich vereinfacht hat. Die Fig. 2, Taf. II führt uns das Polfeld in etwas schräger Lage, die Fig. 3 in genau polarer Ansicht vor. In beiden Figuren sind nur die nächst der Kern-Oberfläche verlaufenden Fäden gezeichnet, dieselben wurden durch entsprechende Veränderung der Einstellung bis zu mittlerer Höhe des Zellkerns verfolgt. In beiden Figuren ist das Polfeld aus der Anordnung der Fäden unschwer zu erkennen. Einen grösseren freien Raum stellt es hier nicht vor. Die Fäden biegen sich am Polfeld schleifenförmig um und laufen in geschlängelter Bahn der Gegenpolseite zu. Dies geschieht entweder längs der Kernwandung, oder frei durch die Kernhöhle, auch wohl zum Theil in der einen, zum Theil in der andern Weise. Zellkerne, die dem Beobachter ihr Polfeld zukehren, sind im optischen Durchschnitt besonders charakteristisch, weil sie von vertical verlaufenden Fäden durchsetzt erscheinen. Solche Zellkerne müssen im Endosperm aufgesucht werden, weil dort allein die Theilungen nach allen Richtungen des Raumes hin erfolgen, während im Wandbeleg des Embryosackes alle Theilungsebenen senkrecht zur Oberfläche gerichtet sind. In den freigelegten Wandbelegen werden uns somit nur Seitenansichten der Zellkerne vorliegen. Die Polseite und die Gegenpolseite lassen sich an diesen Zellkernen aber meist schon an der verschieden starken Vorwölbung erkennen. Die Gegenpolseite springt für gewöhnlich stärker vor. Dies ist auch an dem in Figur 4, Taf. I dargestellten Zellkern zu sehen, der dem jungen Endosperm entnommen ist. Nur die oberflächlich verlaufenden Fäden sind auch in diesem Bilde gezeichnet. Man kann deutlich den queren Verlauf dieser Fäden verfolgen und vielfach ihr Umbiegen an der Polseite constatiren. Der quere Verlauf der Fäden wird meist noch auffälliger an solchen Kernen des Wandbelegs, die senkrecht

zur letzten Theilungsebene stark abgeflacht, in der Ebene des Wandbelegs stark gestreckt sind (Taf. II, Fig. 5). Er zeigt sich am schärfsten bei Einstellung auf dem optischen Durchschnitt, weil der Verlauf der die Kernhöhle durchsetzenden Fäden viel geradliniger als der peripherischen ist. An der Gegenpolseite lässt sich nur wenig Regelmässigkeit in der Anordnung der Fäden erkennen. Ein querer Verlauf der Fäden wird dort nur in stark gestreckten Kernen einigermaassen deutlich; in mehr abgerundeten Kernen ist er dort eher radial. Freie Endigungen der Fäden findet man an der Gegenpolseite viel häufiger als an den Seiten; viele Fäden endigen im Innern des Kerns, wo sie sich mit ihren Enden anderen Fäden anlegen.

Relativ leichter als in den reichfädigen Fritillaria-Kernen ist der Fadenverlauf in den Tochterkernen der Pollenmutterzellen von Lilium-Arten zu überblicken. Besonders lehrreich werden die mit Eau de Javelle bis zu dem erwünschten Grade behandelten Kerne (Taf. II, Fig. 23a und b). Wie schon berührt wurde, gehen diese Kerne bei ihrer Ausbildung nicht über das dichte Knäuelstadium hinaus und wird dieses Stadium der Ausgangspunkt für die nächste Prophase. Die zwölf Kernfäden dieser Kerne bilden Schleifen an dem deutlich markirten Polfeld (Fig. 23a), laufen, sich hin und her krümmend, an den Seitenwänden oder durch die Kernhöhle nach der Gegenpolseite (Fig. 23b), folgen dieser eine Zeitlang und endigen an derselben, oder krümmen sich, wie der Mehrzahl nach, wieder in die Kernhöhle ein, um dort ihre Enden an einen andern Faden anzulegen.

Ich könnte die Beispiele hier vermehren, doch mögen die angeführten genügen. Es wiederholt sich die Erscheinung, mit mehr oder weniger deutlicher Ausprägung auch in anderen pflanzlichen Zellkernen.

Die Ursache, welche die Ausbildung des Polfeldes und die bestimmte Anordnung der Kernfäden bedingt, ist eben eine allgemeine und wird durch den Verlauf der mitotischen Theilung unmittelbar veranlasst. Ganz allgemein sieht man, in pflanzlichen wie in thierischen Geweben, die secundären Segmente sich zu Beginn der Anaphase mit schleifenförmig umgebogenen Enden nach den Polen hin bewegen. Die Spindelfasern pflegen polwärts zu convergiren, und da die secundären Segmente ihnen folgen, so hat das eine gegenseitige Annäherung derselben zur Folge (Taf. II, Fig. 9, 10, 11). Dieses Zusammenrücken der polwärts gerichteten Schleifen ruft ein Auseinanderspreizen der freien, äquatorialen Schenkel der peripherisch gelegenen Segmente hervor, wodurch die bekannten sternförmigen Figuren entstehen, die das Diasterstadium charakterisiren. Bei Fritillaria imperialis ist der eine Schenkel der schleifenförmigen Segmente relativ lang, und da die Segmente am Pol stark convergiren, so spreizen ihre langen Schenkel auch weit auseinander und bilden so sehr weite Diaster. Die ganze Figur gewinnt in Folge dessen, mit vorausgehenden Stadien verglichen, nicht unwesentlich an Breite. Dabei ist zu constatiren, dass die auseinanderspreizenden Schenkel der peripherischen Segmente sich von den Spindelfasern nicht trennen, sie vielmehr mit nach aussen ziehen und eine stark bogenförmige Krümmung derselben veranlassen. Das Polfeld wird bei Fritillaria, wie aus dem Gesagten zum Theil schon folgt, relativ schmal angelegt, nimmt aber an Durchmesser zu, sobald die Spindelenden schwinden (Taf. II, Fig. 11, 12, 13 u. 14). Die Umbiegungsstellen der Schleifen rücken dann wieder auseinander, die Schenkelenden zusammen, der Verlauf der Kernfäden wird ein weniger divergenter. Die Umbiegungsstellen der Kernfäden haben gleichzeitig aber eine Verschiebung erfahren,

so dass die beiden Schenkel jeder Schleife annähernd gleich lang sind. Das Alles hat ein Schmäler- und Kürzerwerden der Tochterkernanlagen zur Folge (Taf. II, Fig. 12, 13) und entsprechend nimmt auch die von den Spindelfasern als Verbindungsfäden gebildete Figur wieder an Breite ab (vgl. Fig. 10 u. 13). Wenn die Spindel nicht so spitz, oder die Zahl der Segmente nicht so gross ist wie bei Fritillaria, so bleibt auch ein merkliches Auseinanderspreizen der Segmente im Diasterstadium aus, und das Polfeld wird gleich in seiner definitiven Breite angelegt. Bei Fritillaria bildet sich für gewöhnlich während der Annäherung der Segmentschleifen an die Spindelpole eine polare Depression an der Kernfigur aus. Heuser[1]) hat dieselbe geschildert und giebt den optischen Durchschnitt des Zellkerns auf diesem Stadium als nierenförmig an. Die Entstehung dieser polaren Depression ist leicht zu begreifen, sie wird stets sich ausbilden, wenn die randständigen Segmente der Anlage, den centralen in ihrer Bewegung vorauseilen. Es leuchtet aber ein, dass ein Vorauseilen der randständigen Segmente durch deren freie Lage begünstigt wird. Bei starker Convergenz der Spindelfasern werden sich die Segmente, bevor sie ihr Ziel erreichen, in ihrer Bewegung hindern, diese Behinderung wird aber die inneren Segmente zunächst treffen müssen. Daher kehrt die polare Depression als häufige Erscheinung bei zahlreichen Zellkernen wieder und wird von Retzius[2]), Flemming[3]) und Rabl[4]) auch für die Zellkerne der Urodelen angegeben. —

---

1) l. c. p. 89.

2) Studien über die Zellentheilung. Biol. Unters. herausgegeben von G. Retzius, 1881.

3) Zuletzt, Neue Beiträge p. 423.

4) l. c. p. 281.

Eine tiefere Bedeutung kann ich aber, wie aus dem vorausgeschickten folgt, dieser polaren Einbuchtung oder Delle nicht beilegen und unterliegt es nicht dem geringsten Zweifel, dass sie bei Fritillaria auch ausbleiben kann. Ebenso giebt Guignard an, dass viele Zellkerne dieser polaren Einbuchtung entbehren [1]). Ja, das Polfeld kann sogar zunächst kegelförmig vorspringen, so in den Tochterkernanlagen innerhalb der protoplasmatischen Wandbelege der Embryosäcke von Galanthus nivalis [2]) und Leucojum aestivum. Letztere Erscheinung wird dadurch veranlasst, dass die auf ihrer Ursprungsseite verbliebenen secundären Segmente, den von der entgegengesetzten Seite der Kernplatte herüberkommenden in ihrer Bewegung nach den Spindelpolen vorauseilen.

Das Polfeld bildet gewissermassen den fixen Punkt in dem Aufbau des Kernes, an welchem die zwischen dem Knäuelstadium der Anaphase und dem Knäuelstadium der Prophase liegenden Differenzirungsvorgänge ihre Stütze finden. Die Ansatzpunkte der Umbiegungsstellen der Kernfäden an der Kernwandung des Polfeldes werden jedenfalls während der weiteren Streckung, Krümmung und Verschränkung der Kernfäden am wenigsten verschoben. Bei der Verkürzung der Kernfäden in der nächsten Prophase finden sich dieselben schliesslich in der Lage der vorausgegangenen Anaphase annähernd wieder ein.

Nichts desto weniger lässt sich bei Pflanzen auch noch ein anderes Verhalten der Kernfäden beim Uebergang aus dem dichten in das lockere Knäuelstadium beobachten, wenn auch dieses Verhalten auf bestimmte Fälle eingeschränkt

---

1) Nouvelles recherches p. 332.

2) Vergl. die Figuren 52 bis 54 Taf. II in den Controversen.

bleibt. Man findet es vor Allem in den Mutterkernen der Pollenmutterzellen und soll es für diese hier geschildert werden. Es ist durch weitgehende Sonderung der Kernfäden, frühzeitige Längsspaltung derselben und Vertheilung der Segmentpaare an die Kernwandung charakterisirt. Die Kernfäden benutzen die Kernwandung als Stütze, um ihre Windungen aus dem dichten Knäuel hervorzuziehen (Taf. III, Fig. 35). Dieser Vorgang ist mit einer fortschreitenden Verkürzung und Verdickung der Fäden verbunden. Dieselben trennen sich schliesslich völlig von einander und haften nur noch der Kernwandung an. Schon frühzeitig, mit beginnender Verkürzung der Kernfäden, findet die Längsspaltung derselben statt, so dass es Segment p a a r e sind, die man an der Kernwandung sieht. Die Orientirung dieser Segmentpaare scheint auf den ersten Blick völlig regellos zu sein, thatsächlich sind dieselben aber in ziemlich gleichen Abständen, mit Freilassung des Polfeldes, vertheilt. Dies fällt bei Lilium weniger als etwa bei Helleborus foetidus auf, wo die an den Seiten des Zellkernes vertheilten Segmentpaare deutlich nach dem Polfeld zu gerichtet sind (Taf. III, Fig. 36a). Die übrigen Segmentpaare liegen an der Gegenpolseite (Fig. 36b), oder dieser genähert, wodurch eine gleichmässige Vertheilung an der Kernwandung erreicht wird. Das Kernkörperchen, das im dichten Knäuelstadium des Mutterkerns durch seine excentrische Lage ausgezeichnet ist, bleibt entweder an der Kernwandung haften oder hängt einem Segmentpaare an. Eingehendes Studium des dichten Knäuelstadiums lehrt, dass die Lage des Kernkörperchen hier durch das Polfeld bestimmt wird. Die excentrische Lage der Kernkörperchen ist für den Mutterkern aller Pollen- und Sporenmutterzellen charakteristisch [1]) und ich glaube jetzt annehmen zu können, dass

1) Vgl. über den Theilungsvorgang der Zellkerne p. 26.

es stets das Polfeld ist, gegen welches, als an die freieste Stelle, das Kernkörperchen im dichten Knäuelstadium gedrängt wird. Bei Helleborus foetidus lässt sich Aehnliches auch in den Tochterkernen feststellen. Im Gegensatz zu den Monocotylen bildet Helleborus auch in den Tochterkernen je ein Kernkörperchen aus. Dieses entsteht im Innern des Tochterknäuels, wandert aber dann meist, während dieser dünnfädiger wird, in die dem Polfeld entsprechende Lage ein (Taf. III, Fig. 37). Man hat alsdann durchaus das nämliche Bild wie im dichten Knäuelstadium des Mutterkerns vor Augen und jeder Zweifel schwindet an der Richtigkeit der dort vollzogenen Ortsbestimmung. Eben so sicher wird es jetzt aber auch, dass es sich in allen diesen excentrischen Gebilden, welche die Sporen- und Pollenmutterzellen aufweisen, um wirkliche Kernkörperchen handelt, und ich gebe meine frühere entgegengesetzte Ansicht [1]) hiermit auf. Wie im Mutterkern so wird auch in den Tochterkernen der Pollenmutterzellen von Helleborus foetidus das Kernkörperchen durch Methyl- oder Jodgrün kaum tingirt und setzt nach dieser Behandlung als farbloses, stark lichtbrechendes Gebilde gegen den intensiv tingirten, dichten Fadenknäuel ab. — Ein gleicher Gang der Prophase wie der eben geschilderte, ist von Guignard [2]) auch für den primären Zellkern im Embryosack von Lilium nachgewiesen worden, ich konnte mich von dem nämlichen Verhalten im Zellkern des Archespors (Embryosackmutterzelle) von Allium fistulosum, von Orchideen und von Helleborus foetidus überzeugen. Hiernach könnte es scheinen,

---

1) Controversen p. 27. Gegen diese Ansicht waren bereits Bedenken von Guignard, Nouv. rech. p. 352, und Zacharias, Bot. Ztg. 1885, p. 281, ausgesprochen worden.

2) Nouvelles recherches p. 321, Taf. 15, Fig. 4.

als wenn diese Differenzirungsart für gewisse generative Zellkernarten charakteristisch sei. Dem ist aber nicht so, denn die Beobachtung lehrt, dass schon beim zweiten Theilungsschritt in den Pollenmutterzellen die Vorgänge sich bedeutend den von mir zuvor im Endosperm und im Wandbeleg der Embryosäcke beschriebenen nähern[1]). So auch spielt sich in den aus dem primären Embryosackkerne von Lilium hervorgegangenen Tochterkernen die Ausbildung des lockeren Knäuelstadiums ohne gleichzeitige Längsspaltung der Kernfäden ab[2]). Es macht hingegen den Eindruck, als wenn diese Art des Verhaltens im lockeren Knäuelstadium durch eine bevorzugte Ernährung der betreffenden Kerne, die sich zunächst meist in einer starken Grössenzunahme derselben äussert, veranlasst wäre.

---

1) Vgl. meine Figuren 85 bis 88 Taf. II, in den Controversen.

2) Vgl. Guignard, Nouvelles recherches, Taf. 15, Fig. 16 bis 18.

VI. Umlagerung der Kernfäden zur Bildung der Kernplatte.

Den Angaben von Rabl zufolge geht durch das Polfeld der Prophase die Theilungsaxe. Der eine Pol der Theilungsfigur käme so an Stelle dieses Polfeldes, der andere an der Gegenpolseite zu liegen. Die Polseite und Gegenpolseite des Kerns würden auf diese Weise die zwei gegenüberliegenden Polfelder liefern [1]). Das gilt für die von Rabl untersuchten Salamanderkerne und ist auch thatsächlich bei Pflanzen zu beobachten. Viel häufiger ist aber bei letzteren eine andere Umlagerung der Segmente, die es mit sich bringt, dass die Theilungsaxe, das heisst diejenige Axe, welche die beiden Pole der Theilungsfigur verbindet, parallel dem Polfeld zu stehen kommt. Ich gebe die Schilderung dieser Umlagerung der Kernfäden für Fritillaria und füge hinzu, dass ich dieselbe übereinstimmend für eine grosse Zahl untersuchter Pflanzen gefunden habe. Die Bilder, welche die Uebergänge des lockeren Knäuelstadiums in die Kernplatte vorführen, sind nur bei rein seitlicher Lage der Zellkerne gut zu erkennen. Wie schon hervorgehoben wurde, sieht man im Knäuelstadium die Kernfäden quer durch den Kern von der Polseite zur Gegenpolseite verlaufen (Taf. II, Fig. 4, 5). In

1) l. c. p. 242.

diesem Stadium werden die Kernkörperchen aufgelöst, alsbald schwindet auch die Kernwandung und nun beginnt eine Bewegung der Kernfäden in solcher Art, dass sie bald an der Gegenpolseite auseinanderspreizen. Dadurch entstehen fächerförmige Figuren, wie solche auch von mir[1]), Heuser[2]) und Guignard[3]) früher schon abgebildet worden sind. Bald beginnen sich die Umbiegungsstellen der Kernfäden von dem Polfeld zu entfernen (Taf. II, Fig. 6) und der späteren Aequatorialebene entsprechend zu orientiren (Fig. 7). Dabei greifen diese Umbiegungsstellen, zunächst noch unregelmässig zwischen einander, aus der einen Kernhälfte hinüber in die andere. Die Umbiegungsstellen an den Kernfäden werden verschoben, so dass die Schleifen wieder ungleichschenklig erscheinen, damit vollzieht sich umgekehrt derselbe Vorgang, der sich bei Ausbildung des Knäuelstadiums abspielte. Die längeren Schenkel der Schleifen strecken sich in der Richtung der Pole; ihre freien Enden werden zugleich aus dem Knäuel hervorgezogen und deutlich sichtbar (Taf. II, Fig. 7). Eine Segmentirung der Kernfäden findet hierbei nicht statt. Dieser Zustand führt zu demjenigen der fädigen Kernplatte herüber durch Zwischenstadien, wie sie durch meine früheren Figuren 80 bis 84 und 103 bis 105 der Abhandlung „über den Theilungsvorgang der Zellkerne“ und der Figuren 5 bis 7 der „Controversen“ vorgeführt werden. Während dieser Umlagerung der Kernfäden findet gleichzeitig eine Verkürzung und Verdickung derselben statt. Die Umbiegungsstellen kommen schliesslich annähernd genau in der Aequatorialebene zu liegen. Dieser

1) Vergl. Fig. 100, 101 und 102, Taf. II in „Ueber den Theilungsvorgang der Zellkerne“.

2) Vergl. Fig. 9 l. c.

3) Nouvelles recherches Taf. 17, Fig. 44. Erwähnt auch im Text p. 346.

Modus der Umlagerung, bei welchem die Theilungsaxe sich parallel dem Polfelde stellt, bedingt aber nicht nothwendigerweise eine rechtwinklige Schneidung der aufeinanderfolgenden Theilungsebenen. Es ist dies aus Heuser's Figur 13 b (l. c.) und meiner Figur I der Controversen deutlich zu ersehen, in welchen die Orientirung der verschiedenen Theilungsebenen sehr unbestimmt erscheint. Es lässt sich aus den genannten Bildern, namentlich aus meinem Bilde, das eine grosse Zahl von Theilungsphasen in natürlicher Lage vorführt, meist nicht einmal erkennen, welche Kernpaare als Schwesterkerne eines vorangegangenen Theilungsschrittes zu einander gehören. Die Theilungsaxen je zwei solcher Schwesterkerne müssten parallel stehen, was aber nur ausnahmsweise der Fall ist. Es erfolgen eben Drehungen der Kerne während der Ruhezeit, und so auch im Theilungsstadium, durch welche sie aus der ursprünglichen Lage gebracht werden. Was für unsere, dem protoplasmatischen Wandbelege des Embryosacks entnommenen Bilder gilt, gilt nicht weniger auch für die geschlossenen Gewebe, so dass auch da die Theilungsrichtung durch später wirkende Ursachen, nicht durch die letzte Theilungsebene bestimmt wird. Falls zwei Schwesterkerne wirklich ihre ursprüngliche Lage unverändert beibehalten haben, kehren sie einander im Fächerstadium die divergirenden Strahlen zu und beweisen so nochmals, dass die Divergenz der Strahlen nach der früheren Gegenpolseite gerichtet ist. — Wie schon gesagt wurde, ist die Umlagerung der Kernfäden parallel dem Polfelde die für Pflanzen gewöhnliche Erscheinung, eine Umlagerung senkrecht zum Polfelde aber ebenfalls möglich. Sie kommt oft neben der ersten unter den nämlichen Verhältnissen vor, steht ihr nach, oder kann auch überwiegen. Bei Fritillaria ist sie, so weit meine Erfahrungen reichen, nur äusserst selten

zu beobachten; besonders häufig trat sie mir im Wandbeleg des Embryosacks von Hyacinthus orientalis entgegen. Das lockere Knäuelstadium zeigte auch hier einen queren Verlauf der Fäden und liess Polfeld und Gegenpolseite leicht unterscheiden; die Umlagerung, die zur Bildung der Kernplatte führen sollte, erfolgte aber meist nicht fächerartig, vielmehr mit Erhaltung der queren Anordnung der Fäden. Nach Auflösung der Kernwandung sieht man in solchen Fällen (Taf. III, Fig. 31, 32) eine Anzahl von Kernfäden am Polfelde hervortreten und sich rechtwinklich zu demselben strecken. So entsteht die eine Hälfte der Kernplatte, während die andere von den in ihrer ursprünglichen Lage annähernd verbleibenden Fäden gebildet wird. Während dieser Umlagerung verschiebt sich auch hier die Umbiegungsstelle an den Kernfäden, so dass sie sehr ungleiche Schenkel erhalten. Die neue Kernplatte kommt hier somit dem ursprünglichen Polfelde parallel zu liegen. Solche Kernplatten sind zunächst an ihren beiden Seiten sehr ungleich reich an Segmenten (Fig. 31, 32), doch pflegen sich diese Unterschiede durch Herüberwandern weiterer Segmente schliesslich mehr oder weniger auszugleichen. Es können solche Kernplatten aber auch dauernd verschieden an ihren beiden Seiten bleiben und ist dann stets die ursprüngliche Gegenpolseite die bebevorzugte. Diese Ungleichheit in der Zahl der Segmente zu beiden Seiten der Kernplatte war für Hyacinthus orientalis schon Heuser[1]) aufgefallen; ich selbst[2]) gab sie für den Wandbeleg der Embryosäcke von Galanthus nivalis an, wo sie die gleiche Ursache hat. Da eine Längsspaltung der Segmente weiterhin erfolgt und deren Hälften sich auf die

---

1) l. c. p. 118.
2) Controversen, p. 23.

beiden Tochterkernanlagen vertheilen, so erhalten letztere im Resultat doch die gleiche Anzahl von secundären Segmenten.

Wo, wie im Mutterkern der Sporen- und Pollenmutterzellen, das lockere Knäuelstadium durch eine völlige Trennung der stark verkürzten und bereits gespaltenen Segmente charakterisirt ist, da kann die Umlagerung zur Kernplatte nicht anders als mit Hülfe der Spindelfasern erfolgen. Die Segmente finden an einander keine Stütze mehr, um richtende Bewegungen auszuführen, und gewinnen diese erst an den auftretenden Spindelfasern. Durch das in die Kernhöhle eindringende Cytoplasma werden sie nur mehr oder weniger, doch ohne nachweisbare Ordnung, nach dem Innern der ursprünglichen Kernhöhle zusammengeschoben.

Zwischen den Extremen, wie sie durch den letzt berührten Fall und die zuvor behandelten geschaffen werden, vermitteln die Vorgänge, wie sie sich beim zweiten Theilungsschritt in Pollenmutterzellen beobachten lassen. Bei Fritillaria, Lilium, Chlorophytum, Convallaria oder Allium sieht man das lockere Knäuelstadium durch mehr oder weniger ausgeprägte Fächerformen in äquatoriale Anordnungen übergehen. Dann verkürzen sich die Fäden stark und ziehen sich auf die Aequatorialebene zurück, wo sie völlig getrennt von einander erscheinen [1]). . Diese Bewegung nach der Aequatorialebene, sowie die Anordnung zur Kernplatte vollzieht sich bereits mit Hülfe der Spindelfasern. Im Resultat bilden die Kernfäden dann eine kranzförmige Figur, in der die gesonderten Segmente leicht abzuzählen sind, und erfahren dann erst die Längsspaltung [2]). In den Pollenmutterzellen

---

1) Vergl. Controversen, Taf. II, Fig. 85 bis 89.
2) Ebendas. Fig. 90, 91.

der Dicotylen vollzieht sich beim zweiten Theilungsschritt die auffällige Sonderung der Kernfäden noch früher, wodurch eine weitere Annäherung an die Vorgänge, die sich beim ersten Theilungsschritt im Mutterkern abspielen, geschaffen wird.

Ob mit den aufgezählten Beispielen die Mannigfaltigkeit in dem Gang der Prophasen für die höheren Pflanzen erschöpft ist, muss freilich dahingestellt bleiben. Weitere Untersuchungen werden uns darüber belehren. Dass bei niederen Pflanzen Abweichungen mancher Art noch zu erwarten sind, das zeigte uns bereits das Beispiel von Spirogyra.

Von Interesse schien es mir, zu untersuchen, in welcher Weise bei Chlorophytum Sternbergianum im Entwicklungsgang der Pollenkerne die Prophasen der aufeinanderfolgenden Theilungsschritte sich verhalten. Auf die Prophase in dem Mutterkern der Pollenmutterzellen, welche mit der auffälligen Verkürzung und Trennung der Kernfäden, ihrer Vertheilung an der Kernwandung und frühzeitigen Längsspaltung verbunden ist, folgt in den Tochterkernen eine Prophase, welche die Kernfäden ebenfalls auffällig gesondert, doch bis in das Stadium der Kernplatte hinein ungespalten zeigt. Die Prophase des progamen Zellkerns im jungen Pollenkorn verhält sich im Wesentlichen so wie diejenige der eben geschilderten Tochterkerne; in dem langgestreckten generativen Zellkern lässt sich endlich eine typische fächerförmige Umlagerung der Kernfäden beobachten und die Bildung einer doppelt zusammengesetzten Kernplatte, mit je sechs zunächst ungespaltenen Segmenten auf jeder Seite. — Im Wesentlichen übereinstimmend fand ich die Prophasen in den aufeinander folgenden Theilungsschritten auch für die Pollenkerne von Convallaria majalis.

———

VII. Ursprung der Kernspindel und Ausbildung der Kernplatte.

Um die von mir gebrauchten Termini den Flemming'schen noch mehr zu nähern und die Einheit in der Bezeichnung übereinstimmender Vorgänge der Kern- und Zelltheilung in beiden organischen Reichen meinerseits nach Kräften zu fördern, will ich in Folgendem, wie Flemming[1]), unter Kernspindel nur den aus Spindelfasern bestehenden Abschnitt der Theilungsfigur verstehen. Ich gebe zugleich gerne zu, dass diese Einschränkung der Bezeichnung sich auch als sachlich geboten in mancher Beziehung begründen lässt. Die Kernspindel führt in der Aequatorialebene die Kernplatte. Diese entspricht dem Flemming'schen Mutterstern und der Aequatorialplatte anderer Autoren. Die fertige Kernplatte schliesst die Prophasen der Kerntheilung ab.

Dass die Spindelfasern aus dem Cytoplasma gebildet werden, habe ich in früheren Publicationen bereits zu zeigen gesucht. Diese Angaben muss ich auch jetzt aufrecht halten. Die Spindelfasern gehen der Hauptsache nach aus dem in die Kernhöhle eingedrungenen Cytoplasma hervor; dieses gelangt aber ganz vorwiegend, wenn nicht ausschliesslich, in

1) Zuletzt in: Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle, p. 425.

die Kernhöhle erst nach Auflösung der Kernwandung. Die Bedeutung dieser Auflösung liegt überhaupt in der Erleichterung, die sie dem Eindringen des umgebenden Cytoplasma gewährt. Dass aber ein Eindringen von Cytoplasmafäden in die Kernhöhle selbst auch durch die Kernwandung möglich ist, das haben uns die Spirogyren, ganz besonders Spirogyra nitida, hinlänglich gezeigt.

In den Zellkernen des Wandbelegs der Embryosäcke und des jungen Endosperms von Fritillaria imperialis stellt man im lockeren Knäuelstadium ganz sicher fest, dass die Kernhöhle keinerlei geformte Bestandtheile enthält, die für die Bildung der Spindelfasern bestimmt sein könnten. Sie führt nur die Kernfäden und die Kernkörperchen. Ausser der mit Alcohol gehärteten Präparate (Taf. III, Fig. 5), habe ich auch solche studirt, die mit Chromosmiumessigsäure fixirt, mit Safranin oder Haematoxylin gefärbt waren (Taf. III, Fig. 3 und 4); stets blieb das Ergebniss das nämliche. Die untersuchten Präparate waren zum Theil so scharf und deutlich, dass sie jede Täuschung ausschlossen. Auch in den Zellkernen aus dem Wandbeleg von Hyacinthus orientalis, Galanthus nivalis, Leucojum aestivum kann man sich im Knäuelstadium von der Abwesenheit geformter Bestandtheile, die zur Spindelfaser-Bildung dienen könnten, auf das Sicherste überzeugen. Besonders instructiv wurden da aber wieder die mit Methylenblau gefärbten, mit Eau de Javelle behandelten Zellkerne aus dem Wandbelege der Embryonen von Leucojum aestivum. Das Methylenblau färbt nicht nur alle Kerntheile, sondern, wie schon erwähnt, auch das Cytoplasma. Bei beginnender Einwirkung der Eau de Javelle treten die Bilder äusserst klar hervor. Namentlich das lockere Knäuelstadium zeigt mit überwältigender Deutlichkeit, dass in der Kernhöhle ausser den Kernfäden und den Nucleolen nichts Geformtes

vertreten ist. — In den Pollenmutterzellen der Liliaceen findet man im Mutterkern auf dem Stadium, das die Segmentpaare an der Kernwandung vertheilt zeigt, öfters vereinzelte feine Plasmastränge, welche die Segmentpaare verbinden [1]). Ich habe mich seinerzeit dahin ausgesprochen, dass ich auch diese feinen Stränge für Cytoplasmafäden halte, die bereits durch die Kernwandung in die Kernhöhle eingedrungen sind. Einen stricten Beweis hierfür zu liefern, ist freilich schwer, da man ja das Eindringen dieser Fäden am lebenden Objecte nicht beobachten kann, auf fixirte Zustände vielmehr angewiesen ist. Für meine Auffassung kann ich aber anführen, dass diese feinen Stränge ebenso wie das umgebende Cytoplasma reagiren, und bei Jodgrün-Fuchsin Tinctionen sich roth, völlig übereinstimmend mit dem umgebenden Cytoplasma, abweichend dagegen von den Kernfäden, die violett werden, färben [2]). Für die Möglichkeit des Eindringens bürgen uns jetzt die Beobachtungen an den Spirogyren. Man mag aber über den Ursprung der feinen Plasmastränge in den Kernen der Pollenmutterzellen der Liliaceen denken was man will, so viel ist klar, dass deren Masse nur äusserst gering ist und keinesfalls ausreichen würde, um die Spindelfasern zu bilden. Die Hauptmasse des zur Erzeugung der Spindelfasern dienenden Cytoplasma dringt eben auch in diesem Falle in die Kernhöhle erst ein, wenn die Kernwandung aufgelöst ist. Diese Thatsache stützt sich auf Präparate, die nach den besten Methoden fixirt und tingirt wurden und so klare Resultate liefern, dass an der Richtigkeit derselben nicht gezweifelt werden kann. Die Annahme von Zacha-

---

1) Heuser l. c. p. 123, Strasburger Controversen p. 29.

2) Vgl. auch Controversen p. 29.

rias[1]), dass ein Platzen der Zellkerne in den Reagentien, respective eine Verletzung der Zellkerne, solche Bilder veranlasst habe, wie sie als Stütze für meine Auffassung gedient hätten, ist völlig unbegründet. Guignard[2]) hat nach seinen zahlreichen, gut fixirten und gut tingirten Präparaten nichts anderes als wie ich zu urtheilen vermocht. Die Beobachtungen von Guignard erstrecken sich ausserdem noch auf den grossen, primären Zellkern im Embryosacke von Lilium candidum, der dieselbe Vertheilung der Segmentpaare an der Kernwandung wie die Mutterkerne der Pollenmutterzellen zeigt, doch keinerlei Plasmabrücken zwischen den Segmentpaaren aufweist. Auch in diese Zellkerne wandert weiterhin das umgebende Cytoplasma ein, um zur Bildung der Spindelfasern verwendet zu werden.

Aus geformten Bestandtheilen der Kernhöhle können somit die Spindelfasern nicht hervorgehen und man könnte dort etwa nur die Substanz des Kernsaftes, und der Kernkörperchen für sie in Anspruch nehmen. Doch auch gegen eine solche Annahme spricht die directe Beobachtung, welche ja die Entstehung der Spindelfasern aus dem Cytoplasma lehrt; in ganz überzeugender Weise allein schon bei Spirogyren, wo die Spindelfasern deutlich aus dem an den Kernpolen angesammelten Cytoplasma sich differenziren.

Die Frage nach dem Ursprung der Spindelfasern hat bekanntlich schon viel Controversen veranlasst. Für den Ursprung derselben aus dem Cytoplasma war ich selbst[3]),

1) Ueber den Nucleolus, Bot. Ztg., 1885, Sp. 282 und Beiträge zur Kenntniss des Zellkerns und der Sexualzellen, Bot. Ztg., 1887, p. 335.

2) Nouvelles recherches, p. 321, Taf. 15, Fig. 3, 4.

3) A. v. O. zuletzt in den Controversen der indirecten Kerntheilung, 1884.

Juranyi[1]), Tangl[2]), Guignard[3]) und F. Went[4]), neuerdings E. Van Beneden[5]) und zum Theil auch Boveri[6]) eingetreten; aus der Gerüstsubstanz des Zellkerns liess sie Pfitzner[7]), Carnoy[8]), Zacharias[9]) und in bestimmten Fällen auch Boveri[10]) entstehen und erschien auch Rabl[11]) ein solcher Ursprung wahrscheinlicher. Flemming[12]) und Heuser[13]), im Wesentlichen auch Mark[14]) nehmen Kern-

1) Beobachtungen über Kerntheilung, Sep.-Abdr. p. 40.

2) Ueber die Theilung der Kerne in Spirogyra-Zellen, Sitz.-Ber. d. Wiener Akad. d. Wiss., Bd. LXXXV, 1. Abth., 1882, p. 285.

3) Nouvelles recherches sur le noyau cellulaire, Ann. d. sc. nat. Bot. T. XX, p. 321 u. a.

4) Beobachtungen über Kern- und Zelltheilung, Ber. d. Deut. Bot. Gesellsch., 1887, p. 247.

5) Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'Ascaride mégalocéphale, 1887, p. 50 ff.

6) Ueber die Befruchtung der Eier von Ascaris megalocephala, Gesellschaft f. Morphol. und Physiol. zu München, 1887, p. 79.

7) Beiträge zur Lehre vom Bau des Zellkerns und seiner Theilungserscheinungen, Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXII, p. 655.

8) Biologie cellulaire, p. 240; la cytodiérèse chez les Arthropodes, 1885, p. 340.

9) Ueber die Spermatozoiden, Nachträgl. Anm., Bot. Ztg. 1881, Sp. 852 und Beiträge zur Kenntniss des Zellkerns und der Sexualzellen, Bot. Ztg. 1887, Sp. 334 ff.

10) Zellen-Studien, Die Bildung der Richtungskörper bei Ascaris megalocephala und Ascaris lumbricoides, 1887, p. 17.

11) Ueber Zelltheilung, Morphol. Jahrb., Bd. X, p. 269.

12) Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung, 1882, p. 220 ff., 318 ff.

13) Beobachtungen über Zellkerntheilung, Bot. Centralblatt, 1884, Bd. 17, p. 123.

14) Maturation, Fecundation and Segmentation of Limax cam-

substanz und Cytoplasma für die Bildung der Spindelfasern in Anspruch, während endlich Platner[1]) den polaren Theil der Spindelfasern aus dem Cytoplasma, den äquatorialen aus der Kernsubstanz ableitet.

Mit gewohnter Gründlichkeit hat Flemming in seiner letzten Publication die Frage nach dem Ursprung der Spindelfasern einer erneuten Prüfung unterworfen[2]). In den sehr lockeren Knäuelformen, welche die Spermatocyten von Salamandra maculosa zur Zeit der Längsspaltung bilden, lässt sich nach Flemming eine recht dichte, nicht chromatische Faserung nachweisen, die schätzungsweise eben so viel Masse wie die nachherige Spindel bietet. Besonders deutlich soll dies an Präparaten aus Osmiumgemisch, die mit Gentianaviolett gefärbt sind, zu sehen sein, weil alsdann das in Frage stehende Faserwerk, und ebenso später die Spindelfasern, einen bräunlichen Ton annehmen, der sie besser hervortreten lässt. Aus dem blassen Faserwerk sollen „wohl ausser Zweifel" die Spindelfasern, wenn nicht ganz, so doch zum grössten Theil hervorgehen. Unverkennbar ist die Spindel bei ihrem Auftreten kleiner als später nach ihrer vollen Ausbildung. Zur Zeit, wo das blasse Faserwerk sich im Kern nachweisen lässt, ist die Kernmembran noch vorhanden. Andererseits lässt sich von dem Faserwerk noch nichts in den frühesten Anfangsstadien der Knäuel sehen. Die Räume zwischen den

---

pestris, Bulletin of the Museum of comp. zool. at Harvard College, Vol. VI, Part II, 1887, p. 537.

1) Die Karyokinese b. d. Lepidopteren, Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Hist., Bd. III, 1886, p. 358; auch Ueber die Befruchtung bei Arion empiricorum, Archiv f. mikr. Anat., Bd. XXVII, p. 70.

2) Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle, Archiv f. mikr. Anat., Bd. XXIX, p. 425.

chromatischen Strängen erscheinen dort wie leer. Somit, so schliesst Flemming[1]), ist die Faserung entweder aus achromatischer Substanz, welche sich von den chromatinhaltigen Fäden nach und nach abgesondert hat, entstanden, oder es ist Substanz in gelöster Form in den Kern aufgenommen und in demselben in geformte umgeprägt worden. Beide Annahmen hält Flemming für möglich. Für die erste lässt sich geltend machen, dass die chromatischen Fäden sosowohl in den Knäueln als auch im ruhenden Kern nicht bloss aus Chromatin bestehen, sondern dieses in einem achromatischen Substrat enthalten, und dass in den späteren Phasen der Mitose die Fäden der chromatischen Figur unverkennbar etwas schärfer und tiefer sich färben, auch etwas weniger Masse zu haben scheinen. Dieses stimme zu der Anschauung, dass ein Theil achromatischer Substanz aus den Fäden des Knäuels zur Bildung der Spindel ausgeschieden werde. Aber auch die Annahme, dass gelöste Substanz zur Bildung der Spindel in den Kern eindringt, erscheint Flemming durchaus keine so fernliegende Hypothese, „denn derartige Umformungen von ungeformter Substanz in geformte kommen bekanntlich in der lebendigen Zelle fortwährend vor". „Derselbe Gedanke kommt auch für Das in Betracht, was im Kern an den Fäden selbst und dem Kernsaft vorgeht, Es braucht sich nicht nothwendig nur um geformte Substanzen zu handeln, welche aus ihnen ausgeschieden und später in sie zurückgenommen würden. Es ist ganz denkbar, dass während der Mitose, auf Grund von Diffusion und chemischer Umsetzung, aus den Strängen zeitweilig gelöste Substanzen in den Kernsaft abgegeben werden, in diesem als geformte Structuren auftauchen, dann wieder gelöst und

1) l. c. p. 431.

in die Stränge einbezogen werden; es ist ferner denkbar, dass auch unabhängig von aus den Strängen kommenden Stoffen, im Kernsaft selbst geformte Fäden gebildet und wieder in Lösung gebracht werden können." — Dass die Substanz der Fasern nach der Kerntheilung zum grossen Theil der Zellsubstanz, nicht den Tochterkernen einverleibt wird, steht auch für Flemming fest [1]), doch möchte er hieraus keinen Schluss auf den Ursprung der Fasern ziehen, da ja sehr wohl bei der Kerntheilung Substanz des Kerns an die Zellsubstanz abgegeben, ja auf diesem Wege vielleicht sogar Prädispositionen aus dem Zellkern dem Zellkörper übertragen und letzterer der Wirkungen der Vererbung theilhaft gemacht werden könnte [2]).

Aus diesen Erörterungen von Flemming geht hinreichend deutlich hervor, auf welche Schwierigkeiten bis jetzt der Nachweis des Ursprungs der Spindelfasern in thierischen Zellen gestossen ist. — Andere Erscheinungen kommen aber für die Beurtheilung des Ursprungs der Spindelfasern in thierischen Zellen noch in Betracht.

In seiner Arbeit über Zelltheilung hat zunächst Rabl darauf hingewiesen, dass beide Pole der Kernspindel an ein und derselben Knäuelseite, innerhalb des Polfeldes, auftreten [3]). Die Kernspindel soll zunächst klein sein, allmählich erst zur definitiven Grösse anwachsen. Sie soll sich in die chromatische Figur versenken und zugleich so drehen, dass das eine ihrer Enden an der Polseite, das andere an der Gegenpolseite zu liegen kommt [4]). Auch Flemming

1) l. c. p. 435.

2) l. c. p. 436.

3) l. c. p. 233.

4) Vergl. p. 232, 239, 242 und die schematischen Figuren Taf. XII, l. c.

giebt für die Spermatocyten vom Salamander an, dass die Spindel einseitig und zugleich schief an die chromatische Figur angelagert, so zu sagen in dieselbe hineingedrückt und im Anfang unverkennbar kleiner sei [1]). — Eine Erweiterung erfahren diese Beobachtungen durch die Angaben, welche neuerdings von E. Van Beneden [3]) und von Boveri [2]) über das Verhalten der Polarkörperchen und der „Attractionssphaeren“ in den Eiern von Ascaris megalocephala gemacht worden sind. — Die Polarkörperchen sind schon lange an den Polen der Kernspindeln thierischer Zellen bekannt [4]) und scheinen denselben fast allgemein zuzukommen. Flemming beschreibt sie als „körperlich differenzirte, stärker lichtbrechende, kleine Substanzportionen“ [5]), und Rabl für Salamandra als „körperliche Differenzirung der Theilungspole“ [6]). Um diese Polarkörperchen ist eine Strahlung im Cytoplasma der thierischen Zellen zu sehen, die Flemming für ein „allgemeines Phänomen der Zelltheilung“ hält [7]). Besonders ausgeprägt sind die Strahlungen in thierischen Eiern und werden dort nach Fol's Vorschlag [8]) als „Asteren“ bezeichnet. In den Eiern von Ascaris megalocephala zeigen

---

1) Neue Beiträge, p. 428.

2) Nouvelles recherches, p. 60.

3) Ueber die Befruchtung der Eier von Ascaris megalocephala; Gesellschaft für Morphologie und Physiologie in München, 1887, p. 80.

4) Zuerst erwähnt von E. Van Beneden in Recherches sur les Dicyémides 1876, p. 64. Vergl. die übrige Literatur bei Flemming in Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung, p. 230.

5) Zellsubstanz, Kern und Kerntheilung, p. 230.

6) l. c. p. 259.

7) Zellsubstanz, Kern und Kerntheilung, p. 196, Anm. 3.

8) Recherches sur la fécondation et le commencement de l'Hénogénie, p. 17, 1879.

nun die Asteren der Furchungsspindeln nach E. Van Beneden [1]) folgenden Bau. Ihr Mittelpunkt wird von dem Polarkörperchen eingenommen, das aus einer Anhäufung kleiner Körner besteht. Dieses Polarkörperchen liegt in einer sphäroidalen Masse, die E. Van Beneden als Attractionssphäre bezeichnet. Letztere erscheint im Innern homogen, nach aussen radial gestreift. Die radialen Streifen der äusseren Zone setzen sich, an Zahl zunehmend, als Strahlung im Eidotter fort. Nach vollendeter Differenzirung der Tochterkerne schwindet die Strahlung im Eidotter, während die Attractionssphären erhalten bleiben. Noch während der Tochterkern in Ausbildung begriffen ist, flacht sich seine Attractionssphäre ab, das Polarkörperchen streckt sich in transversaler Richtung, nimmt die Gestalt eines Hantels an und theilt sich in zwei Polarkörperchen. Dieser Theilung folgt diejenige der ganzen Attractionssphäre. Während der zugehörige Zellkern sich dann selbst zu einer Theilung anschickt, trennen sich die beiden Attractionssphären von einander. Noch im Knäuelstadium findet man sie an derselben Seite des Zellkerns; ihre Polarkörperchen sind durch Fasern verbunden, die eine sehr kleine Spindel darstellen. Die Attractionssphären nehmen mithin an Grösse zu, entfernen sich immer mehr von einander und gelangen schliesslich an die entgegengesetzten Seiten des in der Prophase befindlichen Zellkerns. — Was den Bau der fertigen Furchungsspindel im Ei von Ascaris megalocephala anbetrifft, so giebt E. Van Beneden an, dass nur wenige Fasern derselben von einem Pole zum andern reichen, während die meisten an die Segmente der Kernplatte ansetzen und an denselben endigen. Die

1) Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'Ascaride mégalocéphale, p. 50 ff., p. 60 ff.

terminalen Theile der Spindel gehören den Attrationssphären an, die centralen Theile werden aus den Asteren differenzirt. Von den Strahlen der Attractionssphären wie der Asteren zeichnen sich die Spindelfasern durch grössere Dicke aus. Ausserdem ist ihr innerhalb der Attractionssphären befindlicher Theil dicker als der in den Asteren gelegene. An der Grenze beider Theile lässt oft jede Faser eine Anschwellung erkennen. Auch Boveri erklärt, „dass die Fasern der Furchungsspindeln im Ascaris-Ei unzweifelhaft Protoplasmafäden seien, gerade wie die Polradien, von denen sie nur in Folge ihrer specifischen Function auch im Habitus sich unterscheiden“ [1]). Dass die Spindelfasern aus zwei Hälften bestehen, die sich jederseits an das „chromatische Element“ ansetzen und durch dieses nur verbunden werden, hat Boveri auch an den Richtungsspindeln von Ascaris megalocephala [2]) und an den Hodenzellen des Krebses, bei letzteren „durch Isolation der einzelnen Elemente in Zusammenhang mit der zugehörigen Spindelfaser und durch Betrachtung von allen Seiten“ sicherstellen können [3]). Ausdrücklich geben auch E. Van Beneden [4]) und Boveri [5]) an, dass in die Tochterkerne nichts von den Spindelfasern aufgenommen wird.

Wie in der Literaturübersicht schon angeführt wurde, lässt Platner den polaren Theil der Spindelfasern aus dem Cytoplasma, den äquatorialen aus der Kernsubstanz hervorgehen [6]). Er giebt für die Spermatocyten der Lepidopteren

---

1) Gesellsch. f. Morph. u. Physiol. zu München, p. 79.

2) Zellen-Studien, p. 49.

3) Gesellsch. f. Morph. u. Physiol. zu München, p. 79 Anm.

4) l. c. p. 47.

5) l. c. p. 79.

6) Internat. Monatsschrift f. Anat. u. Hist., Bd. III, 1886, p. 352 ff.; und Archiv f. mikr. Anat., Bd. XXVII, p. 70.

ebenfalls die Entstehung der beiden Astern an derselben Seite des Zellkerns an. Sie liegen anfangs immer nahe bei einander, um etwa ein Viertel der Kernperipherie von einander entfernt". Diese „Polkegel" rücken weiterhin gegen den Kern vor und stülpen dessen Wandung nach innen ein. Alsbald wird diese Wandung durchbrochen, so dass die Polkegel „in directe Beziehung zu dem Innenraum des Kernes treten". Sie liegen jetzt an den beiden entgegengesetzten Seiten des Zellkerns. Die „Karyosomen" sollen hierauf „mit den Fasern der Polkegel in Berührung kommen, scheinbar daran haften bleiben und durch Wachsthum derselben dem Aequator immer näher geführt werden". Die fertige Kernspindel besteht, wie Platner angiebt, aus zwei Abtheilungen: einem mittleren kugeligen Theil, der die Kernplatte führt, und zwei kegelförmigen Aufsätzen, von deren Spitze die Asteren ausgehen. Platner hält nun dafür, „dass die kegelförmigen Aufsätze dem frühern Polkegel, also dem Protoplasma entstammen, die kugelige Partie aber ihren Ursprung den Kernbestandtheilen verdankt" [1]). Der Vergleich mit den E. Van Beneden'schen Angaben legt jedenfalls die Annahme näher, dass die kegelförmigen, an den beiden Endtheilen der Spindel sich markirenden Partieen den innerhalb der Attraktionssphären gelegenen Theil der Spindel darstellen. Dazu stimmt auch die Angabe von Platner: „Die Spindelfasern gehen durch beide Theile ununterbrochen hindurch".

Merkwürdig sind die Angaben, welche von v. la Valette St. George und von Platner über das Verhalten des „Nebenkerns" in den samenbildenden Zellen verschiedener Thiere gemacht werden [2]). Nach v. la Valette St. George

1) l. c. p. 358.

2) Bei Salamandra maculosa ist bis jetzt ein Nebenkern

entsteht der Nebenkern jener Zellen bei den Insekten als „einfache Verdichtung des Cytoplasma“ neben dem Zellkern[1]), respective aus einer Ansammlung von Protoplasmakörnchen und Fädchen um den Zellkern“[2]), während Platner ihn bei den Mollusken als Abschnürung des Zellkerns[3]), neuerdings bei der Maus innerhalb des Zellkerns sich bilden lässt[4]). Dieser Nebenkern besitzt eine „Fadenstructur“ und steht in einer gewissen Beziehung zur Kerntheilung, indem er nach v. la Valette St. George in dieselbe ein- und wieder aus derselben hervorgeht, sich wahrscheinlich an der Bildung der Spindelfasern betheiligt, jedenfalls nach der Bildung der Tochterkerne das Residuum dieser Fäden darstellt[5]). Das erste, was sich in den Spermatocyten färbt, wenn dieselben in mit Gentianaviolett versetztem Jodserum untersucht werden,

---

in den Spermatiden nicht gesehen worden, vielleicht aber nur, wie Flemming meint, weil er sehr klein sei. Vergl. Weitere Beobachtungen über die Entwicklung der Spermatosomen bei Salamandra maculosa. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXI, nachtr. Bem., p. 94.

1) Spermatologische Beiträge, vierte Mittheilung; Archiv für mikr. Anat., Bd. XXVIII, p. 7.

2) Zelltheilung und Samenbildung bei Forficula auriculata, Festschrift für A. v. Kölliker, 1887.

3) Ueber die Entstehung des Nebenkerns und seine Beziehung zur Kerntheilung, Archiv für mikr. Anat., Bd. XXVI, 1886, p, 345.

4) Die Karyokinese bei den Lepidopteren als Grundlage für eine Theorie der Zelltheilung. Internat. Monatsschrift für Anat. u. Hist., Bd. III, p. 393.

5) Spermatologische Beiträge, vierte Mittheilung, p. 7. Vergl. auch Platner, Zur Bildung der Geschlechtsproducte bei den Pulmonaten, Archiv f. mikr. Anat., Bd. XXVI, besonders p. 604.

ist nach v. la Valette St. George[1]) der Nebenkern. Platner[2]) giebt ausserdem an, dass die Ausbildung des Nebenkerns aus den Spindelfasern nach vollzogener Kerntheilung mit einer Zusammenziehung und Verdichtung dieser Fäden verbunden ist, wobei deren Tinctionsfähigkeit, speciell durch Haematoxylin, fortschreitend wächst. — Jedenfalls haben wir es hier mit einer ähnlichen Differenzirung im Cytoplasma wie bei Ausbildung von Attractionssphären zu thun, wenn auch die Bedeutung dieser Bildung eine andere ist.

Während Boveri für die Furchungsspindel des Eies von Ascaris megalocephala angiebt[3]), dass deren Fasern unzweifelhaft Protoplasmafäden sind[4]), kommt er zu dem Resultate, dass die Spindelfasern der Richtungsspindeln aus Kernsubstanz hervorgehen[5]). Das Keimbläschen dieser Eier, vornehmlich des einen Typus derselben, den Boveri als „Typus Carnoy" unterscheidet, soll sehr reich an „achromatischer Substanz" sein, die weiterhin die Spindelfasern erzeugt. Boveri selbst bemerkt darüber: „durch die ausserordentliche

---

1) l. c. p. 7.

2) l. c. p. 602.

3) Auf die Controversen, die sich über den Bau der Richtungsspindeln und die Theilungsvorgänge bei Bildung der Richtungskörper bei Ascaris megalocephala entwickelt haben, kann ich hier nicht eingehen, muss vielmehr auf die diesbezüglichen Arbeiten von Nussbaum, Ed. Van Beneden, Carnoy, Otto Zacharias, Boveri, Van Gehuchten und Kultschitzky verweisen. Ich verwerthe hier die Angaben dieser Arbeiten nur so weit, als sie zu den angeregten karyokinetischen Fragen in Beziehung stehen.

4) l. c. p. 79.

5) Zellen-Studien. Die Bildung der Richtungskörper bei Ascaris megalocephala und Ascaris lumbricoides. 1887 p. 17.

Mächtigkeit einer vom Chromatin unabhängigen, achromatischen Kernsubstanz unterscheidet sich das Keimbläschen unserer Eier sehr beträchtlich von den typischen Metazoënkernen und erinnert eher an solche der Protozoën, so besonders an die von Actinosphaerium“ [1]). „Ausser der den Kernsaft gleichmässig durchsetzenden achromatischen Substanz“, heisst es weiter, „enthält das Keimbläschen zwei chromatische Elemente“. Diese beiden „chromatischen Elemente“ sind bereits zwei Mal längsgespalten und so die Segmente für die beiden Theilungsvorgänge, welche die Richtungskörper liefern, schon vorbestimmt. Aus der „achromatischen Substanz“ des Keimbläschens geht somit die Kernspindel hervor, während die beiden „chromatischen Elemente“ die Kernplatte bilden. Das Object liefert nach Boveri ein schlagendes Beispiel für die Entstehung der Kernspindel aus Kernsubstanz. — Diese Angabe mag richtig sein, doch möchte ich zu derselben bemerken, dass der Entwicklungszustand des Keimbläschens, von dem Boveri in seinen Untersuchungen ausgeht, einen, mit anderen Zellkernen verglichen, bereits vorgeschrittenen Zustand der Prophase vorführt, dem ein Einwandern von Cytoplasma in die Kernhöhle sehr wohl vorausgegangen sein könnte. Ich wollte diese Bemerkung nicht unterdrücken, weil Boveri selbst angiebt [2]), dass im Hinblick auf die „allmähliche Ausbildung“ des Keimbläschens seine Untersuchungen noch nicht abgeschlossen seien. Nicht unerwähnt darf ich auch lassen, dass gemäss den Angaben von Carnoy [3]) für

---

1) l. c. p. 14.

2) l. c. p. 13.

3) La Cellule Bd. II. La cytodiérèse de l'oef: La vésicule germinative et les globules polaires de l'Ascaris megalocephala p. 21 ff.

ganz den nämlichen Typus dieser Eier die Kernmembran aufgelöst wird, Zellsubstanz und Kernsubstanz sich mischen und schliesslich die beiden chromatischen Elemente dicht von Cytoplasma umgeben sind. Nun trete im Umkreis derselben ein hyaliner Hof auf, in welchem die Spindel entstehe. Carnoy hält es freilich auch für natürlicher, anzunehmen, dass die Spindel aus der Substanz des Keimbläschens hervorgeht, weil sie an der nämlichen Stelle auftritt, an der sich das Keimbläschen befand und weil das Keimbläschen mehr Plasma als nöthig enthält, um diese Spindel zu erzeugen. Doch dem mag sein wie es will. Boveri hebt ja selbst hervor, dass das in Frage stehende Keimbläschen an die Kerne der Protozoën erinnere und so mag es sein, dass in demselben sich bereits andre Verhältnisse als bei den höheren Thieren geltend machen. Denn die Untersuchung der karyokinetischen Vorgänge bei niederen Organismen hat uns bereits Beispiele genug kennen gelehrt, die sich an die für höhere Pflanzen, ja selbst für höhere Thiere gewonnenen Schemata der Kerntheilung nicht unmittelbar anschliessen lassen. Merkwürdig würde immerhin für Ascaris megalocephala der grosse Abstand im Verhalten des Keimbläschens und der Furchungskerne sein, bei welchem die Spindelfasern nach Boveri selbst, unzweifelhaft Protoplasmafäden, gerade wie die Polradien [1]), sind. Nach Boveri lässt sich die Gesammtform der Richtungsspindel, Typus Carnoy, als aus zwei mit ihren Grundflächen aneinander gefügten, segmentrischen Kegelstümpfen gebildet, ansehen [2]). Für die nach etwas abweichendem Typus, dem Typus van Beneden, gebaute Richtungsspindel hebt Boveri ausserdem noch hervor, dass die „Spindelfasern oder

1) Gesell. f. Morph. u. Phys. zu München p. 79.
2) Zellen-Studien p. 22.

ein Theil derselben nicht continuirlich von einem Pol zum andern ziehen, sondern aus zwei Hälften bestehen, die erst durch die Vermittlung der chromatischen Elemente in Zusammenhang gebracht werden" [1]). — Von besonderem Interesse könnte die Angabe von Boveri sein, dass von Protoplasmastrahlung an den Richtungsspindeln sich nichts wahrnehmen lasse; auch in dieser Beziehung sei eine Abweichung von dem Bildungsgang anderer Spindeln hier zu constatiren. Gewöhnlich scheine das Auftreten der zwei Pole das Primäre zu sein; „sie sind", schreibt Boveri [2]), „häufig zu einer Zeit vorhanden, wo die Kernstructur noch keine differenzirte Anordnung erkennen lässt. Erst allmählich nehmen chromatische und achromatische Kernbestandtheile eine bestimmte Lagerung zu diesen Punkten an". Hier verhalte es sich anders; das Keimbläschen erlange eine faserige Differenzirung und zackige Gestalt, wo von den zwei Polen nichts wahrzunehmen sei, und nichts ihre spätere Lage andeute. Es fehlen hier nach Boveri die richtenden Pole. „Soll es zu einer regulären Theilung kommen, so muss die Kernsubstanz selbst die Fähigkeit besitzen, eine dicentrische Anordnung zu gewinnen, und dies geschieht in der That, indem zwei opponirte Lappen des zunächst unregelmässig gestalteten Körpers über die anderen das Uebergewicht gewinnen, wodurch eine typische Theilungsfigur erzeugt wird". Die dicentrische Anordnung, welche sonst unter dem richtenden Einfluss der Pole sich vollzieht, soll somit in den Richtungsspindeln von Ascaris durch Eigenkraft der Kernsubstanz erreicht werden. Nun aber giebt Carnoy auch Strahlungen an eben denselben Richtungsspindeln von Ascaris megalocephala, die hier

1) Zellen-Studien p. 49.

2) Ebenda p. 75.

zur Sprache kamen, an. Carnoy beschreibt freilich nicht nur terminale, sondern auch seitliche und accessorische Asteren an diesen Richtungsspindeln und dürfte daher Boveri wohl recht haben, wenn er, auf später zu besprechende Untersuchungen der Gebrüder Hertwig gestützt, diese Asteren als pathologische Bildung betrachtet. Ob aber auch die von Carnoy angegebenen terminalen Asteren dieser Richtungsspindeln pathologisch seien, muss doch fraglich erscheinen, und zieht daher auch Boveri die Möglichkeit individueller Verschiedenheiten der Eier für diese in Betracht. Sicher scheint bei alledem zu sein, dass an den Richtungsspindeln, die ja zur Bildung der nur kleinen Richtungskörper führen, sehr schwache Strahlungen, falls überhaupt, auftreten, weit schwächer als an den Furchungsspindeln, die in die Theilung der gesammten Eimasse einzugreifen haben. Den Richtungsspindeln von Ascaris megalocephala fehlen nach Boveri auch die Polkörperchen, sie endigen beiderseits in breiten Platten. Jede Platte scheint aus einer einfachen Schicht von Körnchen zu bestehen, welche continuirlich in die Spindelfasern sich fortsetzen. „Eine specifische Polsubstanz liegt“, schreibt Boveri, „gewiss nicht vor“ [2]). Die Polarkörperchen der ersten Furchungsspindel lässt Boveri vielmehr erst auf späteren Stadien als ein kleines, stark lichtbrechendes, von einem hellen Hof umgebenes Korn im Mittelpunkt des Eies entstehen. Etwas später erkennt man dann statt des einen Kornes deren zwei, anfangs sehr nahe an einander [3]). Weniger bestimmt spricht sich E. Van Beneden über den Ursprung der Polarkörperchen der ersten Furchungsspindel aus, nur hebt er hervor, dass

---

1) l. c. p. 29.
2) l. c. p. 21.
3) Gesell. f. Morph. u. Phys. in München, 1887, p. 78.

sie beim Auftreten der zweiten Richtungsspindel noch nicht zu beobachten seien [1]).

Nicht unerwähnt darf ich lassen, dass gegen die Bovериsche Schilderung der Richtungsspindeln von Ascaris megalocephala bereits von Van Gehuchten [2]) und von Kutschitzky [3]) Einwände erhoben worden sind und dass beide Beobachter unter einander und mit O. Zacharias [4]) in der Angabe übereinstimmen, dass die in Frage stehenden Richtungsspindeln aus zwei der Länge nach neben einander gelagerten Spindelhälften zusammengesetzt seien.

Für die uns hier beschäftigenden Fragen wichtig ist auch eine Anzahl von Angaben in der bereits berührten Arbeit der Gebrüder Hertwig „über die Befruchtungs- und Theilungsvorgänge des thierischen Eies unter dem Einfluss äusserer Agentien" [5]). Hertwig's haben die Eier von Strogylocentrotus lividus vor, während, und nach der Befruchtung der Einwirkung verschiedener chemischer Agentien, erhöhter Temperaturen und mechanischer Insulte unterworfen und zum Theil Veränderungen erzielt, die auch für die Deutung der karyokinetischen Vorgänge verwerthet werden können. Diese sollen hier allein Berücksichtigung finden. So stellte es sich heraus, dass Chinin, Chloral und Wärme die Strahlungserscheinungen im Protoplasma in hohem Grade vermindern und dass dieselben Agentien auch die Theilungsfähigkeit der Eier bedeutend herabsetzen [6]). Die Eier, die nach der Be-

1) Nouvelles recherches p. 59.

2) Anatomischer Anzeiger, II. Jahrg. 1887, p. 751.

3) Sitzber. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1888, p. 17.

4) Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXX, 1887, p. 148.

5) Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. XX. Neue Folge Bd. XIII, 1887 p. 120 u. 477, auch Separat-Ausgabe.

6) Sep.-Ausg. p. 46, 129.

samung in 0,5 $^0/_0$ Chlorallösung übertragen worden waren, liessen vielfach Strahlenfiguren frei im Protoplasma beobachten. Die erhaltenen Bilder wiesen darauf hin, dass die Strahlungen zuerst im Protoplasma entstehen und dann an die Kerne herantreten [1]). Alle die angewandten Agentien veranlassten Polyspermie, d. h. gestatteten einer grösseren Zahl von Spermatozoen den Eintritt in das Ei. Auch die hieraus sich ergebenden Erscheinungen waren oft sehr instructiv, unter andern dadurch zum Beispiel, dass sie Spindeln ohne „Chromatinkörnchen“ liefern konnten. Die Copulation zweier Spermakerne mit dem Eikern, wie sie nach Nicotinbehandlung der Eier und darauf folgender Besamung beobachtet wurde, führte für gewöhnlich zur Bildung von Tetrastern mit vier Strahlensystemen. Als ziemlich häufige Modification der Tetrasterbilder traten anstatt vier nur drei Strahlenbildungen an den copulirten Kernen auf, eine vierte Strahlung lag aber in einiger Entfernung von dem Triaster isolirt im Dotter. Die Spindelfasern, die sich hierauf ausbildeten, verbanden die drei Strahlungen des Keimkerns mit einander und die „Chromatinfäden“ ordneten sich dort zu drei Kernplatten an, eine vierte Spindel verband aber die isolirte Strahlung mit einer Strahlung des Triasters und war von Chromatinfäden frei [2]). Wie die Hertwig'sche Abbildung zeigt [3]), unterscheidet sich die von Kernfäden freie Spindel nicht von den mit Kernplatten versehenen und zeigt wohl, dass letztere auch nicht der Substanz des Zellkerns entstammen. — In ähnlichem Sinne belehrend sind auch diejenigen Hertwig'schen Abbildungen, welche den noch völlig compacten Spermakern in der

---

1) Sep.-Ausg. p. 58.
2) l. c. p. 133.
3) l. c. Taf. III, Fig. 10.

Aequatorialebene einer ausgebildeten Kernspindel zeigen. Namentlich waren solche Erscheinungen an Spermakernen zu beobachten, welche von Spermatozoen stammten, die in abgesprengte, kernlose Eitheile eingedrungen waren. Die Spermakerne vergrösserten sich nur wenig in solchen Eistücken, in besonders günstigen Fällen konnte man sie schliesslich in Gestalt je eines einzigen, grösseren, rundlichen oder ovalen Korns, in einer aus wenigen Spindelfasern zusammengesetzten, mit zwei polaren Strahlungen versehenen Kernspindel liegen sehen [1]). Die Substanz der Spindelfasern eines solchen „Spermamphiasters" konnte nicht dem compact gebliebenen Spermakern, sondern schlechterdings nur dem umgebenden Cytoplasma entstammen.

Aus dieser Uebersicht der Erscheinungen, welche die Metazoën bei Anlage der Kernspindel bieten, dürfte sich ergeben, dass eine definitive Beantwortung der Frage nach dem Ursprung der Spindelfasern im Thierreich noch nicht möglich ist. Die Mehrzahl der Angaben lässt sich mit den bei Pflanzen gewonnenen Resultaten ohne Zwang in Einklang bringen, einige scheinen denselben aber entschieden zu widersprechen. Besonders abweichend gestaltet sich das Verhalten bei den Richtungsspindeln von Ascaris megalocephala, von denen es aber fraglich erscheinen kann, ob sie noch in allen Punkten für die Beurtheilung der karyokinetischen Vorgänge bei den höheren Thieren herangezogen werden dürfen.

Durch das Studium der im Thierreich zu beobachtenden Erscheinungen hat aber unser Interesse an dem Ursprung der Spindelformen nach verschiedenen Seiten hin noch eine Vertiefung erfahren und Fragen angeregt, mit welchen wir jetzt an unsere pflanzlichen Objecte herantreten wollen.

1) Sep.-Ausg. p. 108 und Taf. II, Fig. 18.

Polarkörperchen sind bis jetzt im Pflanzenreiche nicht beobachtet worden, man sucht nach denselben, selbst an scharf zugespitzten Kernspindeln, vergebens. So zeigen von Polarkörperchen beispielsweise nichts die Kernspindeln aus dem protoplasmatischen Wandbelege der Embryosäcke und aus dem Endosperm von Fritillaria imperialis, Iris sibirica oder Sambucus nigra und auch nichts die Kernspindeln in den Pollenmutterzellen der Liliaceen. E. Van Beneden benutzte besonders Malachitgrün, um die Polarkörperchen an den Spindelpolen in den Eiern von Ascaris megalocephala hervortreten zu lassen[1]), doch auch mit diesem Farbstoff war an den zuvor genannten, in Alcohol gehärteten pflanzlichen Objecten nichts zu erreichen. E. Van Beneden fixirte die frischen Ascaris-Eier mit Eisessig, respective mit einem Gemisch von gleichen Theilen Eisessig und absoluten Alcohol, versetzte dieselben hierauf mit Glycerin, dem ein Drittheil wässeriges Malachitgrün und Bismarckbraun hinzugefügt war. Bei solcher Behandlung zeichneten sich die Attractionssphären als hellgrüne Stellen in dem nur schwach gefärbten Dotter aus; innerhalb der Attractionssphären traten ausserdem die Polarkörperchen dunkler grün gefärbt hervor[2]). Ich habe nun auch diese Methode bei der Untersuchung frischer Pollenmutterzellen von Chlorophytum Sternbergianum angewandt, von Polarkörperchen trotzdem nichts entdecken können. Die Pollenmutterzellen von Chlorophytum Sternbergianum sind ein eben so günstiges Untersuchungsobject wie die Pollenmutterzellen von Lilium, nur ein wenig kleiner. Die Kernspindel und die Kernplatte zeigen denselben Bau wie bei Lilium und treten beispielsweise in Essigsäure-Jodgrün

1) Nouvelles recherches p. 7.

2) Ebendas. p. 50 ff.

sehr scharf innerhalb des feinkörnigen Cytoplasmas hervor. Man stellt alsdann fest, dass die Spindel mit ihren Polen bis in die Nähe der Mutterzellwand reicht. Von einem differenzirten Polarkörperchen am Spindelpol ist bei dieser Behandlung nichts zu sehen. Dasselbe zeigt sich aber auch nicht, wie schon erwähnt wurde, bei Anwendung der E. Van Beneden-schen Methode, ja diese ist für die Fixirung unseres Objects überhaupt ganz ungeeignet. Die Kernplattenelemente treten zwar ziemlich gut, wenn auch etwas gequollen, mit intensiv grüner Farbe hervor, doch die Spindelfasern lassen sich nicht unterscheiden, so dass die Kernplattenelemente in einer homogenen Substanz zu liegen scheinen. Anwendung von Eisessig und Malachitgrün-Glycerin auf Alcohol-Material von Chlorophytum Sternbergianum hatte keinen besseren Erfolg. — Bei stumpfen Kernspindeln, wie sie im Pflanzenreich weit verbreitet sind, war für das Auffinden individualisirter Polarkörperchen von Anfang an noch weniger Aussicht vorhanden. Ich untersuchte zu diesem Zwecke eingehend den protoplasmatischen Wandbeleg aus dem Embryosack von Dictamnus albus. Die Spindeln sind dort so stumpf (Taf. III, Fig. 33), dass jede Spindelfaser frei von den benachbarten im umgebenden Cytoplasma abschliesst und bis an ihr Ende verfolgt werden kann. Besonders individualisirte Gebilde waren aber weder an den Enden der einzelnen Fasern, noch an den gesammten flachen Polen nachzuweisen. Ebenso wenig gelang mir dies an den flachen Spindelpolen der so eingehend von mir studirten Spirogyra. Da nun auch alle anderen Beobachter, die sich bis jetzt mit der Kerntheilung in pflanzlichen Zellen befasst haben, nichts von individualisirten Polarkörperchen angeben, so ist deren Existenz im Pflanzenreich mindestens sehr fraglich.

Anders verhält es sich im Pflanzenreiche mit dem Nach-

weis von Strahlungen um die in Theilung begriffenen Zellkerne. Ich habe auf solche Strahlungen zuerst an den Tochterkernanlagen aus dem protoplasmatischen Wandbelege des Embryosacks von Hyacinthus orientalis hingewiesen [1]). Dieselben waren besonders in dem Diasterstadium ausgeprägt, gleich nach Schwund der Spindelpole. Ich verweise auf die damals publicirte Figur [2]), an der deutlich zu sehen ist, dass die Strahlen nach der Polfläche der jungen Kerne convergiren. Heuser suchte diese Strahlung mit der Ernährung der jungen Kerne in Beziehung zu bringen und glaubte diese seine Auffassung auch durch den Verlauf der Radien gestützt, die nach der vertieften Polarseite, der für Nahrungsaufnahme geeignetsten Stelle, gerichtet seien [3]). — Ganz besonders wurden dann die Strahlungen um die in Theilung befindlichen pflanzlichen Zellkerne von Guignard berücksichtigt [4]). Unter Umständen, wenn auch ziemlich selten, lässt sich nach Guignard eine radiale Strahlung schon im Knäuelstadium um den ganzen Zellkern beobachten. Gleichzeitig mit der Ausbildung der Spindelfasern aus dem in die Kernhöhle eingedrungenen Cytoplasma bilden sich auch die Pole aus, die nicht im Innern des Kerns, sondern stets in dem angrenzenden Cytoplasma zu liegen scheinen. In den Embryosäcken von Lilium zeigen sich alsdann an den Spindelpolen zwei Asteren; in anderen Fällen ist ihr Auftreten mehr oder weniger verzögert. Während des Diasterstadiums nimmt nach Guignard die Zahl der Radien in den Asteren bedeutend zu.

Es unterliegt somit keinem Zweifel, dass Strahlungen

1) Ueber den Theilungsvorgang der Zellkerne p. 42.
2) l. c. Taf. III, Fig. 143.
3) l. c. p. 91.
4) Nouvelles recherches p. 364 ff.

um die in Theilung begriffenen Zellkerne auch im Pflanzenreiche vorkommen. Die Fälle, in welchen ihr Nachweis gelang, sind aber noch wenig zahlreich. Eine nicht seltene Erscheinung ist es auch, dass dieselben Präparate, welche deutliche Strahlung in einem gewissen Theilungsstadium zeigen, dieselbe in allen andern nicht aufweisen. So liess beispielsweise dasjenige Präparat des Wandbelegs von Hyacinthus orientalis, in welchem die Strahlung so scharf im Diasterstadium ausgeprägt war, nichts von einer Strahlung an den Polen der Kernspindeln erkennen. Ueberhaupt ist, soweit die Erfahrungen reichen, an pflanzlichen Objecten die Strahlung am leichtesten im Diasterstadium kenntlich zu machen. Dementsprechend giebt auch Guignard an, dass im Diasterstadium die Zahl der Strahlen besonders gross sei. — An einem und demselben, dem gleichen Entwicklungsstadium entnommenen, in derselben Weise fixirten und tingirten Objecte, kann das eine Mal die Strahlung sichtbar sein, das andere Mal unkenntlich bleiben, ohne dass die Präparate sonstige Verschiedenheiten zeigen. — Grosse Mühe gab ich mir, in den Pollenmutterzellen der Liliaceen Strahlensysteme zur Anschauung zu bringen, doch vergebens. Es gelang das weder in den mit Alcohol fixirten Pollenmutterzellen von Lilium, noch in den frisch mit Reagentien behandelten Pollenmutterzellen von Chlorophytum Sternbergianum. Ausser der Ed. Van Beneden'schen Methode kam in letzterem Falle auch noch die von Guignard empfohlene Behandlung zur Anwendung. Guignard[1]) giebt an, dass ihm Sublimatlösungen gute Dienste für das Studium der Aenderungen, welche das Cytoplasma während der Kerntheilung durchmacht, geleistet hätten. Die Pollenmutterzellen von Chloro-

---

1) Nouvelles recherches p. 315.

phytum Sternbergianum liessen sich mit einer concentrirten wässerigen Sublimatlösung [1]) ziemlich gut, wenn auch weniger gut als mit absolutem Alcohol, oder mit 1 % Essigsäure fixiren, zeigten aber, wie schon erwähnt, von Strahlungen auch nicht eine Andeutung.

Aus dem Umstande, dass Strahlungen im Cytoplasma während der Karyokinese bei den meisten pflanzlichen Objecten nicht sichtbar zu machen sind, wäre es aber sicher irrig zu schliessen, diejenigen Kräfte, welche diese Strahlungen hervorrufen, seien da nicht im Spiel. Schon die Wahrnehmung, dass ein und dasselbe Object je nach Umständen die Strahlung zeigt oder nicht, ohne sonstige Unterschiede aufzuweisen, lehrt überzeugend, dass die wirkende Kraft sich nur bei entsprechender Steigerung oder unter besonders günstigen Umständen durch ein deutliches Strahlensytsem im pflanzlichen Cytoplasma kenntlich machen kann. Diese Fälle dürfen aber mit Fug und Recht zur Beleuchtung der anderen dienen. Denn die Uebereinstimmung der Vorgänge lässt auch auf eine Uebereinstimmung der bei denselben thätigen Kräfte schliessen. Wir drücken dies ganz allgemein in dem Satze aus, dass bei der Kerntheilung polare Kräfte in Wirkung treten und eine Action auch auf das umgebende Cytoplasma ausüben.

An einem Präparat des protoplasmatischen Wandbelegs aus dem Embryosack von Galanthus nivalis fiel mir schon vor Jahren auf, dass die im Knäuelstadium befindlichen Zellkerne in spindelförmigen, longitudinal gestreiften Cytoplasmamassen eingebettet lagen. Ich stellte fest, dass die Richtung

---

1) Die Lang'sche Sublimatlösung, die ausser Quecksilberchlorid, Chlornatrium und Eisessig enthält (vergl. Bot. Practicum II. Aufl., p. 655) gab nur ganz desorganisirte Bilder.

der Streifung mit der Längsaxe der späteren Kernspindel zusammenfiel, und sprach schon damals die Vermuthung aus, dass entsprechend richtende Kräfte auf den in der Prophase befindlichen Zellkern sich geltend gemacht hätten [1]). Aehnliche Erscheinungen der Streifung beobachtete später Went im Wandbeleg der Embryosäcke von Leucojum aestivum, von Narcissus Pseudonarcissus und von Fritillaria imperialis [2]). Es schien mir wichtig, diese Beobachtungen von neuem aufzunehmen; waren dieselben doch unzweifelhaft berufen, die aus den polaren Strahlungen im Cytoplasma gezogenen Schlüsse nach einer anderen Richtung hin zu ergänzen. Es stellte sich bald heraus, dass die gewünschte Erscheinung am leichtesten im protoplasmatischen Wandbeleg der Embryosäcke von Leucojum aestivum zur Anschauung zu bringen ist, und so hielt ich mich ausschliesslich an dieses Object. Die streifigen Differenzirungen treten besonders deutlich in sehr dünnen Wandbelegen auf, in welchen die Zellkerne stärkere Vorsprünge bilden. Um die in die Prophase eintretenden Zellkerne sammelt sich Cytoplasma an, so dass gewissermassen Cytoplasmahügel am zarten Wandbeleg entstehen, in welchen die Zellkerne eingebettet liegen. Die so gegebenen Bedingungen scheinen das sich Aeussern der wirksamen Kräfte in sichtbaren Structuren zu begünstigen. Eine entsprechende Färbung des Cytoplasma trägt dann dazu bei, die Deutlichkeit dieser Structuren zu heben. Ich wandte mit besonderem Vortheil eine violette, aus Fuchsin und Jodgrün in 50 $^0/_0$ Alcohol gemischte Lösung [3]) an, welche das Cytoplasma und

---

1) Ueber den Theilungsvorgang der Zellkerne p. 39; vergl. auch die Abbildung Taf. II, Fig. 121.

2) Berichte der Deut. Bot. Gesell., 1887, p. 252.

3) Botanisches Practicum II. Aufl. p. 575.

die Kernkörperchen intensiv roth, die Kernfäden mehr oder weniger stark violett tingirt. — Unsere Figur 40, Taf. III zeigt das Stadium, in welchem die Cytoplasmaansammlung an dem Zellkern sich scharf ausgeprägt hat. Der Zellkern ist in das lockere Knäuelstadium getreten; die Kernfäden verrathen deutlich queren Verlauf. Sie erscheinen grauviolett, das oder die Kernkörperchen intensiv roth gefärbt und ebenso auch das umgebende Cytoplasma. Letzteres zeigt sich um den Zellkern gleichmässig angesammelt ohne radiale Differenzirung, während mehr oder weniger deutlich ausgeprägte Strahlen sich von der Ansammlung in das angrenzende Cytoplasma allseitig fortsetzen. Während sich nun die Kernfäden verkürzen und dicker werden und der Zellkern in das Stadium des lockeren Knäuels tritt, beginnt die umgebende Cytoplasmamasse sich spindelförmig zu strecken. (Fig. 41). Die Richtung dieser Streckung steht nicht in Beziehung zu der Richtung der Fäden innerhalb des Kerns. Es ist somit augenscheinlich, dass die Kernfäden diese Lage ganz unabhängig vom Cytoplasma annehmen. Wir haben ja auch thatsächlich schon erfahren, dass diese Lage der Kernfäden bedingt wird durch ihre Anordnung im Diasterstadium der Tochterkerne. Mit beginnender Streckung des Cytoplasma zur Spindelform fängt auch die longitudinale Streifung desselben an sich zu markiren. Die Pole spitzen sich ziemlich scharf zu (Fig. 41); sie liegen meist bei ihrem Sichtbarwerden gleich an zwei entgegengesetzten Stellen des Zellkerns, hin und wieder fand ich sie nach einer Seite etwas verschoben. Das Auftreten des einen Pols kann demjenigen des anderen vorauseilen; eine Theilung des erst aufgetretenen Pols und eine nachfolgende Trennung der beiden, konnte ich nicht beobachten. Die spindelförmige Cytoplasmamasse streckt sich alsbald stärker, die Pole treten warzenförmig vor

(Taf. III, Fig. 42); die streifige Differenzirung wird sehr deutlich. Der Zellkern ist noch von seiner intacten Wandung umgeben und weist in seinem Innern nur die Kernfäden und Kernkörperchen auf. Er wird allseitig von der gestreiften Cytoplasmamasse umhüllt. Um die Pole der spindelförmigen Figur zeigt sich das angrenzende Cytoplasma stärker angesammelt als um die Seiten. — Ausser den zweipoligen Cytoplasmaspindeln kommen in manchen Präparaten auch dreipolige vor. Der Zellkern erscheint alsdann in eine Cytoplasmamasse eingebettet, deren Streifung nach drei Polen hin orientirt ist. Eine solche Figur läuft somit in drei zugespitzte Kegel aus, die sich aber meist schon von Anfang an nicht völlig gleichmässig vertheilt zeigen. Zwei Pole pflegen einander mehr oder weniger gegenüber zu stehen, der dritte liegt seitlich, entweder gleich weit von den beiden anderen entfernt (Fig. 43), oder dem einen derselben genähert. Man constatirt leicht, dass die Stellung der Pole von der Vertheilung der benachbarten Zellkerne im Wandbeleg ganz unabhängig ist. Die Stellung der Pole wird somit auch nicht bestimmt durch den Verlauf der stärkeren Cytoplasmastränge, welche die noch ruhenden Zellkerne im Wandbeleg verbinden. Die Pole der Cytoplasmaspindel können ebenso gut nach benachbarten Zellkernen gerichtet sein, als auch zwischen dieselben fallen. — Bald folgt jetzt das Stadium, in welchem die Kernwandung schwindet und die Umlagerung der Kernfäden zur Kernplatte beginnt. Dass diese Umlagerung unter dem Einfluss der im Cytoplasma differenzirten Pole erfolgt, das zeigen am besten die dreipoligen Cytoplasmaspindeln, in welchen eine deutliche Orientirung der Kernfäden nach den drei Polen hin festzustellen ist (Fig. 43) [1]). Gleich mit Auf-

---

1) Noch wesentlich deutlicher, als in den hier zur Dar-

lösung der Kernwandung tritt Cytoplasma in die Kernhöhle ein, wird aber nicht sofort in Spindelfasern umgewandelt. Die sich umlagernden Kernfäden des wandlosen Zellkerns sind jetzt von der gestreiften Masse der Cytoplasmaspindel umhüllt. Nachdem die Kernwandung geschwunden ist und das Cytoplasma in die Kernhöhlung einzudringen beginnt, fängt die Cytoplasmaspindel an sich zu contrahiren. Hierbei werden ihre polaren Theile stark ausgezogen (Fig. 44). Dann differenzirt sich die in die Kernhöhle eingedrungene Cytoplasmamasse in Spindelfasern (Fig. 44, 45). Man stellt sicher fest, dass es nicht die zuvor den Zellkern umhüllenden, schon differenzirten Cytoplasmastränge sind, welche zwischen die Kernfäden hineingezogen werden. Diese äusseren Stränge schwinden vielmehr, indem sie zugleich auseinander spreizen. Sie wölben sich im Aequator vor, um dort alsbald durchbrochen zu werden, so dass sie alsdann blind endigen. Dieser in unserer Figur 46, Taf. III dargestellte Zustand wird sehr rasch durchlaufen; an der fertigen Kernspindel ist von einer auf die Stränge der Cytoplasmaspindel zurückzuführenden Strahlung nichts mehr zu bemerken (Fig. 47). Mit voller Bestimmtheit stellt man während all' dieser Umänderung fest, dass die Pole der Cytoplasmaspindel zu den Polen der Kernspindel werden. Die Kernspindel hat nicht die Länge der zuvorigen Cytoplasmaspindel. Die Pole der Kernspindel erscheinen in Folge der eingetretenen Retraction oftmals gestreckt (Fig. 47). Trotz der nicht eben seltenen Ausbildung dreipoliger Cytoplasmaspindeln in einigen der von mir unter-

---

stellung gebrachten Figuren, erschienen die Bilder in Präparaten, die mit Eau de Javelle behandelt wurden, in welcher alle Kernfiguren in einem gegebenen Augenblick der Einwirkung mit ausserordentlicher Schärfe hervortreten.

suchten Wandbelege habe ich doch in denselben keine einzige dreipolige Kernspindel gefunden. Stets trat schliesslich das ein, was unsere Figur 45 vergegenwärtigt: der eine, seitlich gelegene Pol wurde während der Ausbildung der Kernspindel eingezogen. Dass übrigens dreipolige Kernspindeln bei Leucojum aestivum möglich sind, das zeigt schon die Angabe, die ich in meinem Zellenbuche gemacht habe [1]). Eine solche Kernspindel habe ich alsdann in meinem Aufsatz „über den Theilungsvorgang der Zellkerne“ abgebildet [2]). — Auch in dem protoplasmatischen Wandbeleg der Embryosäcke anderer Pflanzen konnte ich wiederholt ähnliche Kernspindeln auffinden [3]); mit besonders zahlreichen Polen versehene Kernspindeln sind aber in pathologischen Geweben der Thiere [4]), sowie in thierischen Eiern, die durch mehr als ein Spermatozoon befruchtet wurden [5]), zur Beobachtung gelangt.

Aehnliche Differenzirungen im Cytoplasma, wie ich sie eben für den Wandbeleg der Embryosäcke von Leucojum aestivum geschildert habe, sind, wie schon erwähnt, auch in anderen Fällen gesehen worden. Die Zahl dieser Fälle ist aber eine geringe und steht es somit fest, dass die grosse Masse der pflanzlichen Objecte von solchen Differenzirungen

---

1) III. Aufl. p. 18.

2) Taf. III, Fig. 180.

3) Zellbildung und Zelltheilung III. Aufl. p. 18.

4) Besonders durch Arnold und Martin, vergl. die Literaturzusammenstellung bei Flemming, in Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung p. 288.

5) Vergl. Fol, Recherches sur la Fécondation et le commencement de l'Hénogénie p. 198 und O. u. R. Hertwig, über den Befruchtungs- und Theilungsvorgang der Eier unter dem Einfluss äusserer Agentien, Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. XX (XIII) p. 120; auch separat erschienen.

nichts erkennen lässt. Die Uebereinstimmung aller sonstigen bei der Ausbildung der Kernspindel und der Kernplatte zu beobachtenden Erscheinungen führt aber zu dem sicheren Schlusse, dass das Spiel der wirksamen Kräfte bei diesen Vorgängen das nämliche sei. Was in dem einen Falle sich in sichtbaren Structuren offenbart, bleibt eben in dem anderen verborgen. Eine sichtbare Ausprägung der polaren Kräfte, die vom umgebenden Cytoplasma aus sich auf die im Knäuelstadium befindlichen Zellkerne bereits geltend machen, kommt eben nur im günstigsten Falle zur Anschauung. Es gilt in Betreff der für Leucojum aestivum hier beschriebenen Structuren das nämliche, was ich über die Strahlungen, welche Asteren bilden, gesagt habe, sie können zur Beleuchtung aller übrigen Fälle dienen. Dass dem so ist, zeigt ja schon der Umstand, dass der protoplasmatische Wandbeleg der Embryosäcke des nämlichen Leucojum aestivum die Cytoplasmaspindeln zeigen kann oder nicht. Dass je nach dieser Abweichung verschiedene Kräfte hier bei der Kerntheilung im Spiel gewesen sein sollten, ist aber wohl ausgeschlossen. Wo die Längsstreifung des die Kerne umgebenden Cytoplasma nicht zu erkennen ist, da lassen sich auch die polar wirksamen Cytoplasmamassen nicht unterscheiden, deren Action wir jetzt für jede Kerntheilung annehmen müssen. Das Verhalten von Leucojum, wo ausgeprägte Strahlung nach dem Kerne zu, meist ohne centrifugale Strahlung, im Sinne von Asteren, zu beobachten war, lehrt weiter, dass es möglich ist, dass je nach Umständen nur ein Theil der von den Polen ausgehenden Action in bestimmten Structuren sichtbar werde. Es lässt sich wohl denken, dass bei Leucojum unter den Umständen, welche die Bildung der Cytoplasmaspindeln, in den zur Beobachtung gekommenen Fällen, begünstigten, eine Ausbildung der Asteren nicht wohl

möglich war, denn die Kerne sprangen stark an dem dünnen Wandbeleg vor und die Cytoplasmamasse um dieselben fiel jenseits der Pole steil ab.

Combiniren wir aber die Beobachtungen, die wir über Strahlungen bei Pflanzen haben anstellen können, so kommen wir, wie mir scheint, zu gewissen, für die gesammte Auffassung der Karyokinese nicht unwichtigen Resultaten. Zunächst müssen wir annehmen, dass zu Beginn der Prophasen Veränderungen im Zellkern vor sich gehen, welche durch die Structur desselben allein bedingt sind. Diese Veränderungen reichen bis in das lockere Knäuelstadium hinein, bis zu dem Augenblick, wo die Kernfäden als Schleifen erscheinen, die quer zu den grössten Durchmessern der Kerne orientirt sind und die ihre Umbiegungsstellen nach dem Polfeld richten. Während dieser Umlagerungsstadien macht sich kein Einfluss vom umgebenden Cytoplasma aus geltend. Zwar sind in solchen Stadien gelegentlich schon radiale Strahlungen um den ganzen Kern beobachtet worden, doch ist es klar, dass die Anordnung der Elemente im Kern in gar keiner Beziehung zu denselben stehen kann. Dann bilden sich im umgebenden Cytoplasma die Pole aus und bestimmen bereits, nach welcher Richtung die Umlagerung der Kernfäden vor sich gehen soll. Nach den an Leucojum gesammelten, und allen sonstigen Erfahrungen, ist anzunehmen, dass zur Zeit, wo die Kernwandung schwindet, die Pole bereits ausgebildet sind und ihre Wirkung ausüben. Diese pflanzt sich auf die Kernfäden wie auch auf das umgebende Cytoplasma fort. Unter dem Einfluss der Pole bildet sich aus dem in die Kernhöhle eingedrungenen, eventuell auch noch polwärts anschliessenden Cytoplasma die Kernspindel aus. Die Theilungspole entstehen stets ausserhalb der Kernhöhle, was ja auch schon aus dem Umstande folgt, dass ihre Bildung der

Auflösung der Kernwandung vorausgeht. Sie können aber weiterhin, falls die Kernspindel nur geringe Höhe erlangen soll, bis in den Bereich der Kernhöhle rücken. Die Kernfäden benutzen die Spindelfasern als Stütze, um sich zur Kernplatte anzuordnen, ihre Lagerung in der Aequatorialebene wird aber durch die Action der Pole bedingt. — Die ersten Umlagerungen, welche die sich verkürzenden Kernfäden bis zum lockeren Knäuelstadium durchmachen, habe ich als solche bezeichnet, welche durch die gegebenen Structurverhältnisse der Kerne selbst, das heisst, durch die ursprüngliche Anordnung der Kernfäden in denselben bestimmt werden. In der That ist auch aus unseren Figuren 41 und 42, Taf. III, zu ersehen, dass der quere Verlauf der Kernfäden in diesem Stadium keine bestimmte Orientirung zu der die vorhandenen Pole verbindenden Linie zeigt. Erst in dem nächsten Stadium, nach Auflösung der Kernwandung, wird der Einfluss der Pole kenntlich (Fig. 43, 44, 45). Daraus soll aber nicht der Schluss gezogen werden, die Veränderung in den Kernen bis zum lockeren Knäuelstadium sei nicht von dem umgebenden Cytoplasma aus angeregt worden. Der Umstand, dass die Zellkerne des protoplasmatischen Wandbelegs der Embryosäcke zu gleicher Zeit sich theilen, spricht ja für eine solche Beeinflussung, und diese macht sich auch in verschiedenen Fällen durch eine Ansammlung von Cytoplasma um den Zellkern, ja selbst durch eine radiale Streifung dieses Cytoplasma kenntlich. Ein richtender Einfluss des Cytoplasma auf die Kernfäden ist aber auf diesem Stadium noch nicht vorhanden. Nehmen wir aber auch eine Anregung der Kerne zur Theilung durch das Cytoplasma an, so kann es sich andererseits fragen, ob es nicht die Thätigkeit der Zellkerne ist, welche das Cyto-

plasma in einen Zustand versetzt, der es zu einer solchen Gegenwirkung zwingt.

Die hier niedergelegten, aus der Beobachtung pflanzlicher Objecte gewonnenen Anschauungen über polare Wirkungen bei der Kerntheilung harmoniren, wie mir scheint, recht gut mit den bei Thieren gesammelten Erfahrungen und dürften ihrerseits auch berufen sein, die dort gewonnenen Anschauungen nach verschiedenen Richtungen hin zu ergänzen. Auffallend übereinstimmend ist der Zeitpunkt, in welchem in den Geweben höherer Pflanzen und Thiere die Action der Pole in die Kerntheilung eingreift, denn auf Grund älterer Angaben, vornehmlich von Fol, O. Hertwig und Mark, sowie eigener Untersuchungen, konnte Flemming es bereits aussprechen: dass „die Anlage der Theilungspole und eine radiale Anordnung im Zellkörper, welche zu den Polen centrisch steht, schon vorliegt, wenn die Knäuelform der Kernfigur eben erst in der Bildung ist“ [1]. Ebenso hebt es Flemming als auffallend hervor, dass die Knäuelbildung im Zellkern, welche alsbald nach dem Auftreten der Pole und Strahlungen oder vielleicht schon gleichzeitig eingeleitet wird, „so gar keine formelle Anknüpfung an jene Erscheinung erkennen lässt.“ „Denn es ist zunächst nicht eine Spur von einer dicentrischen Disposition zu finden in dem, was im Kern vor sich geht“ [2]. — Individualisirte Attractionscentren, welche den Theilungsvorgang überdauern, waren für Pflanzen nicht nachzuweisen, und die Ausbildung von Asteren blieb dort im besten Falle auf bescheidene Maasse reducirt. Meist war von einer Strahlung gar nichts zu bemerken, was ich mit der Art, wie sich

1) Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung p. 196.

2) Ebendas. p. 201.

die Zelltheilung bei den Pflanzen vollzieht, in Zusammenhang bringen möchte. Denn augenscheinlich steht die Theilung der Zellen bei den Pflanzen nicht unter dem Einfluss derjenigen polaren Kräfte, welche die Theilung der Kerne bestimmten. Sie erfolgt auch relativ spät, zu einer Zeit, wo die Spindelpole geschwunden sind und die Tochterkernanlagen meist schon in das lockere Knäuelstadium eingetreten sind. In thierischen Zellen ist hingegen vielfach eine Beziehung der Zelltheilung zu den Asteren zu constatiren und fällt dieselbe besonders in Eiern auf, wo die Asteren eine so mächtige Entwicklung erreichen. Daher mag es denn auch kommen, dass Mittel, welche in den Hertwig'schen Versuchen [1]) die Strahlungen in den Seeigeleiern herabsetzen, auch hemmend auf die Theilungsfähigkeit der Eier einwirkten. Die mangelhafte Strahlung an den Richtungsspindeln der Ascaris-Eier habe ich andererseits auch damit in Zusammenhang zu bringen gesucht, dass die Richtungsspindeln dort an der Abtrennung einer nur sehr kleinen Zelle betheiligt sind.

Wir haben gesehen, dass eine individualisirte Polsubstanz bei Pflanzen nicht nachzuweisen ist; Boveri stellt eine solche für die Richtungsspindeln von Ascaris ebenfalls in Abrede. Die „Attractionscentren“ treten, nach Boveri und E. Van Beneden, in den Eiern von Ascaris erst auf späteren Entwicklungszuständen als Neubildungen auf. Es handelt sich also bei diesen „Attractionscentren“ allem Anschein nach um Gebilde, die im Gegensatz zu den Zellen, Zellkernen und Chromatophoren frei entstehen können. Ob die in thierischen Zellen nachgewiesenen Polarkörperchen einmal angelegt die Kern- und Zelltheilungen stätig überdauern und als selbständige Gebilde im Cytoplasma fortbestehen, oder ob sie auch bei

---

1) l. c. Sep.-Ausg. p. 46, 129.

jedem Theilungsschritt schwinden können, um für den folgenden neu gebildet zu werden, müssen weitere Untersuchungen zeigen. Solche Verschiedenheiten sind wohl möglich, wie denn ja auch die Nebenkerne nur einer bestimmten Zellenart, den Spermatocyten, zukommen. Diese Nebenkerne stellen aber, wie wir gesehen haben, individualisirte, mit Fadenstructur begabte Theile von Verbindungsfäden dar, welche den Theilungsvorgang überdauern, um in den nächst folgenden wieder einzugreifen. — Das Fehlen einer individualisirten Polmasse oder einer irgendwie sichtbar sich machenden polaren Action an den in Bildung begriffenen Richtungsspindeln von Ascaris megalocephala, bedeutet dort andererseits noch nicht ein wirkliches Fehlen sich von den Polen aus geltend machender Kräfte. Dass diese structurell nicht immer zur Anschauung zu kommen brauchen, lehren uns ja unzählige Beispiele des Pflanzenreichs. Es folgt aus den Boveri'schen Beobachtungen somit nicht mit Nothwendigkeit, dass die richtenden Pole bei der Bildung der Richtungsspindeln von Ascaris megalocephala wirklich fehlen und die Kernsubstanz dort selbst die Fähigkeit besitze, eine dicentrische Anordnung zu gewinnen [1]). Die hier berührten Gesichtspunkte dürfen auch bei der Beurtheilung der Erscheinungen, die sich in den Kernen der Protozoën bei der Theilung abspielen, nicht aus den Augen verloren werden, so vollkommen die Abgrenzung dieser Kerne gegen den übrigen Zellleib dort erscheinen mag. An den von R. Hertwig so eingehend geschilderten Kernen von Actinosphaerium Eichhorni finden wir denn auch thatsächlich, dass sich zu Beginn der Theilung polare Ansammlungen in Gestalt von homogenen Plasmakegeln bilden [2]). Die Kerne von Actinosphaerium

1) Zellen-Studien p. 75.

2) Ueber die Kerntheilung bei Actinosphaerium Eichhorni, Jenaische Zeitschrift für Naturwiss., Bd. XVII (X) p. 501.

Eichhorni bleiben aber während ihres ganzen Theilungsvorgangs scharf gegen das umgebende Cytoplasma und so auch gegen die erwähnten beiden Polkegel abgegrenzt. Bei der von Schewiakoff[1]) neuerdings studirten Euglypha alveolata bilden sich sogar deutliche Polarkörperchen an den in Theilung befindlichen Kernen und eine schwache Strahlung geht von denselben in das umgebende Cytoplasma aus. Der Kern bleibt aber nichts desto weniger während des ganzen Theilungsvorgangs durch eine Wandung gegen die Umgebung abgeschlossen. — Bei Pflanzen scheinen die während der Kerntheilung polar wirksamen Massen bei jedem Theilungsschritt neu aufzutreten und sind dieselben, wie wir gesehen haben, auch in ausgeprägtesten Fällen nicht deutlich gegen das umgebende Cytoplasma abgesetzt. — Bei Leucojum aestivum zeigen sich die Kerne des Wandbelegs der Embryosäcke zunächst von Cytoplasma gleichmässig umgeben, dann bilden sich die Theilungspole, normaler Weise zwei, an zwei annähernd opponirten Stellen der Zellkern-Oberfläche aus, ohne dass es möglich wäre, den Ursprung dieser Pole auf die Theilung einer einzigen, zuvor etwa schon vorhandenen „Attractionsmasse" zurückzuführen. Es macht vielmehr den Eindruck, als sammle sich das zuvor um den Zellkern gleichmässig vertheilte Cytoplasma an den Stellen an, die sich zu den Polen ausbilden sollen. Der Umstand, dass mehr als zwei Pole entstehen können, spricht wohl auch gegen das Vorbestehen einer individualisirten „Attractionsmasse". Gegen eine solche lassen sich auch noch Beobachtungen an anderen Pflanzen anführen, so beispielsweise diejenigen, welche ich im jungen Endosperm von Allium odorum anzustellen Gelegenheit

1) Ueber die karyokinetische Kerntheilung bei der Euglypha alveolata, Morph. Jahrb., Bd. XIII, 1887, p. 193.

hatte. Es ist nämlich bei Allium odorum relativ leicht, „Kernspindeln“ anzutreffen, die nur eine Kernplatte führen, deren Fasern aber in eine grössere Anzahl gesonderter Kegel auslaufen. Unsere Figur 34, Taf. III, führt einen extremen Fall solcher Art vor. Die Kernplatte in einer solchen Kernspindel hat eine bedeutende Flächenausdehnung und besteht aus einer relativ sehr grossen Anzahl von Segmenten. Man kann mit grosser Wahrscheinlichkeit annehmen, dass diese Kernplatte das Product eines Zellkernes ist, der aus einer Verschmelzung mehrerer Zellkerne hervorgegangen ist. Die grosse Ausdehnung der Kernplatte erschwert das Zusammentreffen aller Fasern der Kernspindel in je einem Pole, und so sieht man denn diese Fasern jederseits nach mehreren Attractionscentren convergiren. Es hat also den gegebenen Verhältnissen gemäss eine Vertheilung der polaren Substanz auf mehrere Pole hin stattgefunden, deren Zahl aber an den beiden Seiten der Kernplatte nicht übereinzustimmen braucht (Fig. 34). Bei weniger ausgedehnten Kernplatten, in welchen aber immerhin die Zahl der Segmente so gross ist, dass sie auf Kernverschmelzungen hinweisen, kann andererseits nur ein Pol auf jeder Seite sich entwickelt haben, und dieser Umstand somit zeigen, dass Kernverschmelzungen nicht nothwendiger Weise eine Vermehrung der Spindelpole nach sich ziehen. An meinen Präparaten des Wandbelegs aus den Embryosäcken von Leucojum aestivum versuchte ich es, das Verhalten der Spindelpole während der Anaphasen auch weiter zu verfolgen, um auch auf diesem Wege über das Schicksal der Polsubstanz mich aufzuklären. Nach vollendetem Auseinanderweichen der secundären Segmente, sitzen die polaren Enden der Kernspindel kegelförmig den Diastern auf (Taf. III, Fig. 48). Rasch flachen sich, während die Segmente ihre äquatorialen Enden einkrümmen, die Polkegel ab und ver-

lieren gleichzeitig ihre streifige Structur (Fig. 49). Sie erscheinen alsbald nur noch als etwas dichtere Plasmaansammlungen, deren Contouren sich in der Umgebung verlieren (Fig. 50). Während dieser Stadien wird hier auch, mehr oder weniger deutlich, eine radiale Streifung im angrenzenden Cytoplasma sichtbar (Fig. 49, 50). Nach Anlage der Kernwandung und vollzogener Trennung von den Verbindungsfäden, erscheinen die Tochterkerne annähernd gleichmässig von Cytoplasma umgeben (Taf. III, Fig. 51 und 52). Es ist somit von einer dauernden Erhaltung oder gar Theilung der polaren Substanz, wie sie von E. Van Beneden für Ascaris nachgewiesen wurde, hier nichts zu sehen.

Nach Analogie mit dem Thierreich war anzunehmen, dass die active polare Substanz auch im Pflanzenreich durch nur sehr geringe Plasmamengen vertreten sei. Auf eine solche Annahme wies ja auch im Pflanzenreiche das Dominiren der spitzen Kernspindeln, mit nach einem Punkte convergirenden Fasern, hin. Ebenso liess sich für dieselbe der Umstand anführen, dass vielfach die Pole der im Zelllumen suspendirten Kernspindeln in einen sehr dünnen Cytoplasmafaden auslaufen. Das zeigten beispielsweise einige Pole der schon citirten, mehrpoligen auf Taf. III, Fig. 34 dargestellten Spindel aus dem Endosperm von Allium odorum. Ganz auffallend konnte ich diese Erscheinung auch an den Kernspindeln im jungen Endosperm von Sambucus nigra beobachten. An den flachpoligen Kernspindeln von Spirogyra polytaeniata reichen die Spindelfasern bis an die Peripherie der suspendirten Theilungsfigur (Taf. I, Fig. 18 *a*) und endigen dort in einer nur ganz dünnen, feinkörnigen Cytoplasmaschicht. — Der Umstand, dass eben nur sehr geringe Mengen activer Polsubstanz zu erwarten waren, veranlasste mich, nach einer mir etwas verborgen gebliebenen Individualisirung

derselben, immer wieder von Neuem in den Pflanzenzellen zu suchen, doch blieb mein Suchen ohne Erfolg. Währenddem sammelte sich das Material, welches mich schliesslich dahin führte, von einem weiteren Suchen abzusehen.

Im Anschluss an die neuen bei Leucojum aestivum gesammelten Erfahrungen, lasse ich die Schilderung der Ausbildung der Kernspindel und der Kernplatte in dem protoplasmatischen Wandbelege der Embryosäcke von Fritillaria imperialis und in den Pollenmutterzellen von Lilium folgen, um zu zeigen, wie sich für gewöhnlich diese Vorgänge in pflanzlichen Zellen abspielen.

Auch in dem protoplasmatischen Wandbelege aus den Embryosäcken von Fritillaria imperialis macht sich ein Einfluss der Pole erst geltend, wenn die quere Anordnung der Kernfäden vollzogen ist. Diese Anordnung mit deutlicher Beziehung auf das Polfeld geht somit unabhängig von den neuen Polen vor sich. Mit der Vollendung dieser Anordnung ist das lockere Knäuelstadium abgeschlossen und es beginnt die Umlagerung zur Bildung der Kernplatte. Dieser Umlagerung geht die Auflösung der Kernwandung und das Eindringen des Cytoplasma voraus, als wenn durch diese Vorgänge die Angriffspunkte für die polaren Wirkungen erst ermöglicht würden. Diese lassen sich daran erkennen, dass die Fäden jetzt bei ihrer Verschiebung Stellung nach zwei Polen nehmen. Wir sind auf die Vorgänge bei dieser Verschiebung zuvor schon eingegangen und brauchen diese Schilderung somit nicht zu wiederholen. Unter Umständen kommt es, wie wir gesehen haben, und zwar bei Fritillaria nur äusserst selten, bei anderen Objecten häufiger, vor, dass statt der fächerförmigen Verschiebung senkrecht zum Polfelde, eine solche parallel zu demselben erfolgt. Da liegen eben die neuen Pole in der das Polfeld mit der Gegenpolseite verbindenden

Linie. Von diesen sich bethätigenden Polen war an allen von mir untersuchten Fritillaria-Präparaten nichts zu sehen, doch bemerkt Went, er habe einmal auch bei Fritillaria die noch mit Kernwandung versehenen Kerne in gestreiften Cytoplasmamassen liegen sehen[1]). Die Kernfäden finden hier während ihrer Umlagerungen zur Kernplatte an einander die nöthige Stütze und können so dem von den Polen aus sich geltend machenden, richtenden Impuls folgen. Von einer Ausbildung von Spindelfasern ist auf diesem Stadium noch nichts zu sehen und treten letztere erst auf, wenn die äquatoriale Umlagerung der Kernfäden annähernd vollendet ist. Die definitive regelmässige Vertheilung in der Kernplatte wird freilich erst nach dem Auftreten der Spindelfasern vollzogen. Alsdann ziehen sich die Umbiegungsstellen der Schleifen, die theilweise noch die Aequatorialebene durchsetzten, auf die entsprechenden Seiten derselben zurück. Augenscheinlich finden die Kernfäden jetzt an den Spindelfasern den nöthigen Halt, um diese richtenden Bewegungen auszuführen. Wo die Umlagerung parallel zu dem Polfelde sich vollzog, da pflegt, nach Auftreten der Spindelfasern, noch eine Anzahl Segmente von der einen Seite der Aequatorialebene zur andern hinüber zu wandern und so eine annähernde Gleichheit der Segmentzahl zu den beiden Seiten der Aequatorialebene sich herzustellen. Die Umlagerung senkrecht zum Polfeld liefert zunächst schlankere Theilungsfiguren; da pflegen die Spindelpole bei ihrem Sichtbarwerden in dem Bereich der früheren Kernhöhle zu gelangen. Den an Leucojum gemachten Erfahrungen gemäss, die ja durch die Beobachtung von Went auch für Fritillaria unmittelbar gestützt werden, haben wir anzunehmen, dass auch bei letzterer Pflanze die Pole sich zu-

---

1) Ber. d. Deut. Bot. Gesell. 1887, p. 252.

nächst ausserhalb der Kernhöhle befanden, da sie ja zu einer Zeit schon angelegt sein mussten, wo der Kern noch seine Wandung besass. Die Spindelpole kommen hier zunächst zwischen den polwärts gestreckten Schenkeln der Kernfäden zu liegen und werden, zugleich mit den Spindelfasern, durch dieselben stark verdeckt. Die Ausbildung der Spindelfasern geht anscheinend simultan durch die ganze Kernhöhle vor sich, sie reichen gleich von Pol zu Pol. Während zur Fertigstellung der Kernplatte die Segmente sich nach der Aequatorialebene zurückziehen, werden die Spindelpole und die polaren Theile der Spindelfasern blosgelegt und treten deutlich vor. Mit allen den Vorgängen, die vom Beginn der äquatorialen Umlagerung bis zur Fertigstellung der Kernplatte sich abspielen, ist eine Verkürzung und eine entsprechende Breitenzunahme der Theilungsfigur verbunden. Die Höhe der Kernspindel steht daher dem grössten Durchmesser des ruhenden Kernes oft nicht unbedeutend nach. Im Diasterstadium (Tafel II, Figur 10) sieht man die Spindelpole als flache, stumpfe Kegel den Tochterkernen aufsitzen; im nächsten Entwicklungsstadium wird ihre Substanz undeutlich (Fig. 11). Nach der Polseite der Tochterkernanlagen gerichtete Strahlungen lassen sich hierauf öfters im angrenzenden Cytoplasma unterscheiden (Fig. 11, 12, 13).

In den Mutterkernen der Pollenmutterzellen von Lilium-Arten, etwa von Lilium bulbiferum, vollzieht sich, wie wir das schon erörtert haben, die Ausbildung des lockeren Knäuelstadiums so, dass die Kernfäden schliesslich getrennt von einander der Kernwandung anliegen. Diese ganze Umlagerung ist sicher auch hier von polarem Einfluss unabhängig. Da eine Längsspaltung der Kernfäden während dieser Umlagerung erfolgt, so lässt sich diese dem Einfluss der Pole ebenfalls nicht zuschreiben, vielmehr Kräften, die in den Kern-

fäden selbst thätig sind. Es folgt die Auflösung der Kernwandung, das Einwandern von Cytoplasma, die Ausbildung der Kernspindel. Das alles vollzieht sich hier äusserst rasch. Auf Längsschnitten durch entsprechend fixirte Antheren kann man immerhin alle erwünschten Zwischenstadien erhalten, weil hier innerhalb der Staubfäden die Kerntheilung, ähnlich wie im protoplasmatischen Wandbeleg der Embryosäcke, in einer bestimmten Richtung fortschreitet. Meist sind die an einander grenzenden Stadien nur unmerklich verschieden, so dass alle Zustände in grosser Auswahl zur Beobachtung gelangen. Während des Eindringens des Cytoplasma in die Kernhöhle werden, wie wir schon wissen, die Segmentpaare mehr oder weniger zusammengerückt; sie ordnen sich aber äquatorial zur Kernplatte erst nach Auftreten der Spindelfasern an. Der Halt, den die Kernfäden bei Fritillaria aneinander fanden, um die Orientirung nach den Polen zu vollziehen, fällt bei völliger Trennung der Segmente hier naturgemäss hinweg, daher auch das ganze Stadium der Umlagerung zur Kernplatte fehlt, das wir dort studirt haben. Erst die auftretenden Spindelfasern ermöglichen eine bestimmte Anordnung. Da die Zahl der Spindelfasern der Zahl der Segmentpaare entspricht, die Zahl der letzteren aber vor derjenigen der Spindelfasern gegeben ist, so möchte man annehmen, durch die Zahl der Segmentpaare werde diejenige der Spindelfasern bedingt. Auch konnte ich feststellen, dass von Anfang an nur ein Segmentpaar einer Spindelfaser anhaftet und dass die unregelmässige Vertheilung der Segmentpaare es mit sich bringt, dass auch die Spindelfasern bei ihrem Auftreten weniger regelmässige Vertheilung wie später zeigen. Es muss somit eine Wechselwirkung zwischen Kernfäden und Spindelfasern bestehen, welche die Richtung bestimmt, die letztere bei ihrer Anlage einschlagen. Die Bilder

solcher Zustände sind meinen älteren Figuren in den „Controversen", Taf. II, Fig. 67 u. 68 zu entnehmen, wobei nur zu bemerken ist, dass die Spindelfasern dort schärfer hätten eingetragen werden müssen. An den Spindelfasern entlang verschieben sich nun die Segmentpaare, um in die Aequatorialebene zu gelangen und sich dort entsprechend zu orientiren. Die Spindelpole liegen sofort ziemlich weit ausserhalb der ursprünglichen Kernhöhle; die Kernspindel erfährt nach ihrer Anlage aber noch eine weitere Streckung.

Dass die „chromatischen Elemente" den Spindelfasern anhängen und an denselben entlang gleiten, nimmt auch Flemming an [1]), und in der That genügt ein Blick auf die Figuren 15 bis 20, Taf. XXIV seiner „neuen Beiträge", um sich hiervon zu überzeugen. Die Spindel der Spermatocyten von Salamandra „erscheint als vollkommen continuirliches Gebilde, an dem im Aequator keine Unterbrechung, nicht einmal irgend eine Differenzirung sich erkennen lässt". Das „chromatische Fadenwerk" liegt zunächst „oft fast ganz einseitig oder in mehreren Hauptballen der Spindel an, von diesen Hauptballen schlingen sich einzelne Fädenzüge an der Spindel entlang, scheinbar ohne bestimmte Ordnung. Wenn man von solchen Figuren ausgehend die umliegenden mustert, so findet man alle Uebergänge zu den regelmässigeren Tonnenformen". „Es macht den Eindruck, als würde durch richtende Kräfte, die von der achromatischen Kernspindel oder ihrem Innern ausgehen, das chromatische Geschlinge über die Spindel gezerrt und gespannt und allmählich ihren Reifen entsprechend gerichtet, so dass ein chromatischer Fadenzug an einer achromatischen Faser entlang zu liegen kommt [2]). —

---

1) Neue Beiträge p. 433.

2) l. c. p. 407, 408.

Für Ascaris megalocephala giebt Boveri[1]) an, dass bei Ausbildung der ersten beiden Radiensysteme im Ei ein Theil der Protoplasmafibrillen, aus welchen diese Radien bestehen, auf die „Chromatinfäden“ von Ei und Spermakern treffen und ohne Zweifel sich an denselben festsetzen. „Sind die chromatischen Schleifen auf diese Weise mit den beiden Polen oder vorerst nur mit einem in Verbindung gebracht, so gerathen sie in Bewegung, und man kann nun durch alle Stadien verfolgen, wie sie unter allmählicher Verdickung und Vermehrung der Protoplasmafibrillen, zwischen die beiden Pole hineingezogen werden, bis sie in der Mitte zwischen beiden zu einer auf deren Verbindungslinie senkrechten Platte zusammengeordnet sind. So entsteht das Bild der Spindel mit der chromatischen Aequatorialplatte und den Polsonnen“.

Flemming und Boveri scheinen geneigt zu sein, in den herangezogenen Fällen die Kernfäden bei der Ausbildung der Kernplatte eine passive Rolle spielen zu lassen, die richtenden Kräfte in die Spindelfasern zu verlegen. Ich hingegen neige dazu, wie aus meinen Schilderungen schon folgt, die Kernfäden sich activ, doch unter dem Einfluss der Pole, an den Spindelfasern entlang in die ihnen zukommende Lage, bewegen zu lassen. Der Umstand, dass die Spindelfasern bei ihrer Entstehung auf die Kernfäden treffen, weist andererseits auf eine bestimmte Wechselwirkung zwischen den Polen und den Kernfäden hin.

Eine fortschreitende Ausbildung der Spindelfasern von den Polen gegen die Aequatorialebene war an den Beispielen, die wir den höher organisirten Pflanzen entnommen haben,

---

1) Ueber die Befruchtung der Eier von Ascaris megalocephala, Gesellschaft für Morph. u. Physiol. zu München, 1887, p. 79.

nicht zu constatiren. Die Spindelfasern scheinen dort ihrer ganzen Ausdehnung nach, von einem Pol zum andern, annähernd gleichzeitig in die Erscheinung zu treten. Andererseits haben wir aber in Spirogyra zuvor schon ein pflanzliches Object kennen gelernt, in welchem der polare, ausserhalb der Kernhöhlung gelegene Theil der Spindelfasern früher gebildet wird, als der innerhalb der Kernhöhle befindliche, äquatoriale. Die Kernspindel von Spirogyra besteht denn auch thatsächlich aus zwei Hälften und knüpft sehr nahe an die von E. Van Beneden und Boveri geschilderten thierischen Kernspindeln an. Aehnlich wie in den Richtungs- und Furchungspindeln von Ascaris durchsetzen auch bei Spirogyra nur die wenigsten Spindelfasern die Aequatorialebene. Ascaris entsprechend schliessen auch bei Spirogyra die übrigen Spindelfasern an die Elemente der Kernplatte an. Kurzum die Uebereinstimmung ist eine auffallende und bietet einen instructiven Fall der Analogie dar, die sich auf entlegenen Gebieten des organischen Reiches geltend machen kann. Dass die Vorgänge bei Spirogyra mit denjenigen bei höheren Pflanzen sich nicht decken, glauben wir in überzeugender Weise gezeigt zu haben; und ähnlich gestaltet sich das Verhältniss von Ascaris zu den karyokinetischen Vorgängen bei den höheren Thieren.

Nach allen diesen Auseinandersetzungen dürfte es kaum noch von principieller Bedeutung sein, auf die Einwände einzugehen, die von mikrochemischer Seite gegen die cytoplasmatische Natur der Spindelfasern bei Pflanzen gemacht worden sind. Es ist ja klar, dass gegen Thatsachen, die durch directe Beobachtung sichergestellt sind, mikrochemische Bedenken nicht aufkommen können. Steht es fest, dass die Spindelfasern aus dem Cytoplasma hervorgehen, so könnte der Nachweis, dass sie anders reagiren, nichts an dieser

Thatsache ändern. Die abweichende Reaction würde dann eben nur zeigen, dass die Substanz des Cytoplasma bei Bildung der Spindelfasern eine Veränderung erfahren hat. Thatsächlich sind wir ja gezwungen, verschiedene stoffliche Veränderungen während der Karyokinese anzunehmen. Im Laufe der Prophasen nimmt das Chromatin auf Kosten des Linins zu, und umgekehrt sieht man während der Anaphase in den Tochterkernen das Linin zunehmen, während das Chromatin schwindet. Was an Chromatin in einem ruhenden Zellkern nachzuweisen ist, beträgt, trotz weiterer Ernährung, oft bei weitem nicht so viel, als dieser Zellkern von seinem Mutterkerne übernommen hat. Besonders auffallend tritt diese Erscheinung dem Beobachter entgegen, der die Theilung des progamen Kerns in den Pollenkörnern verfolgt. Die Producte dieser Theilung sind zunächst völlig gleichwerthig und nehmen in Jodgrün-Essigsäure eine intensive Färbung an. Während aber der generative Zellkern in dem Zustande des Knäuelstadiums verharrt und seine Tinctionsfähigkeit behält, durchschreitet der vegetative Zellkern rasch dieses Stadium und tritt in dasjenige des Gerüstwerkes ein. Dabei kann man Schritt für Schritt verfolgen, wie das Chromatin abnimmt, dass zunächst gar nicht nachweisbares Linin an dessen Stelle tritt und schliesslich der vegetative Zellkern seine Tinctionsfähigkeit mit Jodgrün fast vollständig einbüsst. — Ich habe die Erweiterung der mikrochemischen Untersuchungsmethoden des Protoplasma mit Freuden begrüsst und mich auch dahin ausgesprochen, dass ich sie für berufen halte, die Härtungs- und Färbungsverfahren in vortheilhafter Weise zu ergänzen[1]). Damit wäre aber auch der mikrochemischen Untersuchung für Fragen wie die vorliegenden die richtige

---

1) Bot. Practicum II. Aufl. p. 586.

Grenze gesteckt. Gegen morphologische Angaben, die auf gut gehärteten und gut gefärbten Präparaten beruhen, müssen an gleich sorgfältig ausgeführten Präparaten gewonnene Resultate in's Feld geführt werden; die Rückstände von Verdauungsversuchen können da nichts entscheiden. Hierzu sei übrigens auch gleich vorausgeschickt, dass diese Rückstände im vorliegenden Falle nicht einmal für das sprechen, was aus denselben erschlossen worden ist, dass sie vielmehr meine Auffassung von dem cytoplasmatischen Ursprung der Spindelfasern nur stützen. — Nachdem E. Zacharias zunächst selbst die Spindelfasern für Plastin erklärt hatte [1]), freilich um sie aus den „Plastintheilen" des ruhenden Zellkerns abzuleiten [2]), glaubt er auf Grund neuerer Untersuchungen seine Auffassung besser begründen zu können [3]). Er fand, dass die Spindelfasern nach der Verdauung in künstlichem Magensaft kein nachweisbares Plastinresiduum wie das Cytoplasma hinterlassen, vielmehr dass sie aus verdaulicher Substanz bestehen. Zacharias erklärt seine früheren, abweichenden Resultate aus dem Umstande, dass er den Magensaft auf Alcoholmaterial einwirken liess und nicht auf frische Zellen; im ersteren Falle findet eine vollständige Verdauung der Spindelfasern nicht statt. In dem ruhenden Kerne wären verdauliche Substanzen, zumal in der Grundmasse und in den Nucleolen, vorhanden, welche Material zur Bildung der Spindelfasern liefern könnten. In den Pollenmutterzellen von

---

1) Ueber den Zellkern, Bot. Ztg. 1882, Sp. 662.

2) Nach Frank Schwarz, die morphol. u. chem. Zusammensetzung des Protoplasma p. 79, stimmt das Plastin des Cytoplasma ganz und gar nicht mit der Gerüst- oder Grundsubstanz des Kerns überein.

3) Beiträge zur Kenntniss des Zellkerns und der Sexualzellen Bot. Ztg. 1887, p. 345.

Hemerocallis seien diese Bestandtheile des Kerns jedenfalls der Masse nach ausreichend, um aus ihnen die Spindelfasern abzuleiten [1]). — Ob die Anwendung frischer Zellen die Entscheidung so schwieriger Fragen zulasse, musste mir von vornherein fraglich erscheinen, und war ich daher gleich geneigt, mehr Gewicht auf das aus Alcohol - Material gewonnene Resultat zu legen. Der Widerspruch zwischen dem frischen und dem Alcohol-Material konnte mich auch um so weniger zu Gunsten des ersteren stimmen, als Frank Schwarz inzwischen ausdrücklich hervorgehoben hatte, dass die Alcoholbehandlung auf die Verdaulichkeit des Zellkerns ohne Einfluss sei [2]) und dass es auch vollständig gleichgiltig wäre, ob man frisches oder mit Alcohol fixirtes Cytoplasma der Verdauung unterwerfe [3]). Freilich sollte es sich nach Frank Schwarz bei den Zacharias'schen Verdauungsversuchen gar nicht um Pepsinwirkungen, sondern nur um den Einfluss verdünnter Salzsäure bei höherer Temperatur handeln [4]), was ich jedoch nicht bestätigen kann. Ich stellte meine Versuche, so wie Zacharias, mit schwach salzsaurer Pepsinlösung an, um zu sehen, wie sich frisches Material in derselben verhalte. Ich operirte auch mit denselben Pollenmutterzellen, wie Zacharias, nämlich mit denjenigen von Helleborus foetidus. E. Zacharias giebt an [5]): „Die Pollenmutterzellen (mit Kernen im Spindelstadium) wurden frisch in Verdauungsflüssigkeit gebracht und nach 24 Stunden

---

1) Ebendas. p. 347.

2) Die morphologische und chemische Zusammensetzung des Protoplasma (Cohn, Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. V) p. 118.

3) l. c. p. 180.

4) l. c. p. 121.

5) Bot. Ztg. 1887, p. 346.

darin untersucht. Der Zellplasmarest sah nun stark gequollen aus, grenzte sich aber deutlich gegen den spindelförmigen Kernraum ab, in welchem ausser den stark glänzenden Elementen der Kernplatte keine geformte Substanz zu erkennen war, auch nicht nach Zusatz von Alcohol.“ Ich sah mich veranlasst, die Pollenmutterzellen von Helleborus foetidus, deren Mutterkerne im Kernplattenstadium sich befanden, nicht erst nach vierundzwanzigstündiger Einwirkung der Pepsinlösung zu untersuchen, vielmehr ihr Verhalten in dieser Lösung von Anfang an zu verfolgen. Da stellte es sich denn heraus, dass zu Beginn der Einwirkung die Spindelfasern in den Pollenmutterzellen stellenweise sichtbar sind, sehr bald aber ihre Desorganisation beginnt; sie fliessen zusammen, Vacuolen treten zwischen ihnen auf, und nach Ablauf von etwa anderthalb Stunden ist in fast sämmtlichen Pollenmutterzellen von den Spindelfasern nichts mehr zu erkennen. Das gesammte Cytoplasma ist aldann bereits desorganisirt und die gequollenen Elemente der Kernplatte liegen, mehr oder weniger stark aus ihrer ursprünglichen Lage verschoben, in demselben. Nach vierundzwanzig Stunden hat man dann in der That ein Bild vor sich, wie es Zacharias beschreibt. Setzt man hingegen dieselben mit Alcohol fixirten Pollenmutterzellen der Einwirkung der nämlichen Pepsinlösung aus, so sind, selbst bei Anwendung höherer Temperatur, auch nach 48 Stunden die Spindelfasern, wenn auch in gleichem Maasse wie der übrige Zellkörper reducirt, noch da. Ganz entsprechende Resultate erhielt ich mit Pollenmutterzellen von Fuchsia hybrida Hort. Frisches Material mit Kernspindeln zeigt in Pepsinlösungen überhaupt die Spindelfasern nicht, lässt aber wohl innerhalb eines hellen Raumes die Kernplatten-Elemente erkennen. Alcohol-

Material verhält sich wie bei Helleborus. Am schönsten waren die Resultate, die mir Alcohol-Material der Pollenmutterzellen von Lilium bulbiferum ergab, als ich dasselbe in der Pepsinlösung zunächst zwei Tage lang bei Temperaturen von ca. 30° C. und dann wochenlang bei Zimmertemperatur stehen liess. Die Elemente der Kernplatte waren alsdann aus den Kernspindeln vollständig herausgelöst, letztere aber nur so weit verblasst und reducirt, wie das umgebende Cytoplasma. Querschnitte der Antheren so behandelt und in Glycerin aufbewahrt, lieferten ausserordentlich schöne Präparate. Sehr instructiv war es auch, solche Stadien in Vergleich zu ziehen, welche vor der Behandlung die Segmentpaare noch innerhalb der geschlossenen Kernhöhle an der Kernwandung vertheilt zeigen. Da liess sich denn von den Segmentpaaren nichts mehr in der Kernhöhle erkennen, nur das Kernkörperchen zeigte sich eventuell in Resten erhalten und nur wenige zarte Cytoplasmafäden konnten ausserdem die Kernhöhle durchsetzen. Die Masse dieser Cytoplasmafäden, das war jetzt recht deutlich, stand in gar keinem Verhältniss zu der Masse der Fasern der späteren Kernspindel. Das Cytoplasma erschien ebenso verblasst wie in den zuvor erwähnten Präparaten; die Kernwandung erhalten, doch in gleichem Maasse reducirt. — Controllversuche, die ich mit ein- und zweiprocentiger Salzsäure anstellte, ergaben bei gleicher Zeitdauer und Temperatur viel unvollkommenere Resultate; es gelang mir auf diesem Wege, nur theilweise die Kernfäden aus den Pollenmutterzellen von Lilium zu entfernen.

Werth schien es mir, die Pollenmutterzellen auch der Trypsinverdauung auszusetzen, denn nach Frank Schwarz wird der Zellkern im Trypsin nach längerer Einwirkung vollständig

verdaut und gelöst [1]), während vom Cytoplasma wie bei der Pepsinverdauung [2]) ein unverdauter Rest zurückbleibt [3]). Ich stellte mir dieselbe Kühne'sche Trypsinlösung wie Frank Schwarz her, indem ich von Dr. Grübler bezogenes, getrocknetes Pankreas zu diesem Zweck verwandte. Ein Gewichtstheil getrocknetes Pankreas wurde mit 5 bis 10 Gewichtstheilen 1 $^0/_{00}$ Salicylsäure 3 bis 4 Stunden bei 40° C. stehen gelassen, durch ein Leinenläppchen und nach der Abkühlung durch Papier filtrirt. Mit frischem Material der Pollenmutterzellen war auch bei Trypsineinwirkung nichts zu erreichen, die Resultate entsprachen annähernd den in der Pepsinlösung. Instructiv wurde hingegen die Behandlung des Alcoholmaterials. Zu den Versuchen dienten die Pollenmutterzellen von Helleborus foetidus und von Lilium bulbiferum und erzielte ich auch hier mit letzteren die besten Resultate. Am wirksamsten erwies sich die Trypsinlösung, als ich sie mit Soda schwach alkalisch gemacht hatte. Die Präparate wurden im Wärmeschrank bei 36 bis 40° C., zum Theil tagelang, gehalten. Durch etwa 48stündige Einwirkung der Lösung gelang es, die Elemente der Kernplatte vollständig aus den Kernspindeln herauszulösen, während die Spindelfasern vollkommen erhalten und nur in demselben Maasse wie das übrige Cytoplasma reducirt erschienen. Die Präparate glichen im Wesentlichen den mit Pepsin lange behandelten. In Glycerin aufbewahrt, dem etwas Bismarckbraun zugesetzt war, zeigen sie die Spindelfasern und den übrigen Cytoplasmakörper nur ganz schwach tingirt und stechen auf-

---

1) l. c. p. 118.
2) l. c. p. 121.
3) l. c. p. 180.

fallend von Präparaten ab, die der verdauenden Flüssigkeit nicht ausgesetzt waren und die bei gleicher Tinktion die Kernplatte mit intensiver Farbe hervortreten lassen. Aus Pollenmutterzellen nächst jüngerer Stadien löst das Trypsin die an der Kernwandung vertheilten Segmentpaare rasch heraus, so dass nur die leeren Kernhöhlen, eventuell den Nucleolus und einige zarte Cytoplasmafäden enthaltend, zurückbleiben. — Versuche mit anderen von Frank Schwarz empfohlenen Reagentien, durch welche partielle Lösungen der Kernsubstanz zu erzielen sind, ergaben, auf das Alcoholmaterial der Pollenmutterzellen von Lilium angewandt, nur wenig befriedigende Resultate und wurden daher nicht fortgesetzt. Mit schwefelsaurem Kupfer beispielsweise, welches von Frank Schwarz besonders empfohlen wird, um das Chromatin allein zu entfernen, die übrige Substanz der Zellkerne zu fixiren, erreichte ich vornehmlich nur ein schärferes Hervortreten der Spindelfasern. Zu alledem muss übrigens bemerkt werden, dass auch die Einwirkung der schwach sauren Pepsinlösung und der schwach alkalischen Trypsinlösung auf die mit Alcohol fixirten Zellkerne verschiedener Pflanzen und verschiedener Gewebe derselben Pflanze nicht völlig übereinstimmend ausfiel. So widerstanden diesen Flüssigkeiten die Zellkerne der Antherenwandung von Lilium weit mehr als diejenigen der Pollenmutterzellen. Die Zellkerne im jungen Endosperm von Allium odorum wurden umgekehrt in Trypsinlösung weit schwerer verdaut als die der umgebenden Blüthe. In den Zellkernen des Endosperms von Allium odorum kam es mit der angesäuerten Pepsinlösung gar nicht zur Accentuirung von Differenzen, alle Theile erfuhren annähernd gleiche Reduction, und so auch verhielten sich die Zellkerne meiner sowohl mit Alcohol als auch mit 1 % Chromsäure fixirten Spirogyren.

Durch die an den Pollenmutterzellen von Helleborus, Fuchsia und Lilium mit den verdauenden Flüssigkeiten erzielten Resultate werden aber meine Angaben über den Ursprung der Spindelfasern nur gestützt.



VIII. Die Trennung der secundären Segmente.

Ich komme auf diesen Punkt nur zurück, weil eine kleine Correctur in meinen früheren Angaben nothwendig ist, auf welche ich aber einiges Gewicht legen muss.

Wo das Auseinanderweichen der Segmentpaare so einfach sich vollzieht wie beim ersten Theilungsschritt in den Pollenmutterzellen von Lilium, da macht die Deutung des Vorgangs keine Schwierigkeit. Bei Lilium haben die zur Kernplatte angeordneten Segmentpaare die Gestalt eines **Y**, dessen Fuss nach der Aequatorialebene, dessen Schenkel nach den Polen gerichtet sind. Die Schenkel liegen einer Spindelfaser in entgegengesetzter Richtung an. Mit beginnendem Auseinanderweichen trennen sich die beiden secundären Segmente auch im Fuss des **Y**, bleiben aber mit ihrem äquatorialen Ende aufeinander gestützt und benutzen dasselbe gewissermaassen als Charnier, um die Trennungsbewegung auszuführen [1]). Während derselben krümmen sich ihre polaren Enden hakenförmig ein und weiterhin werden sie **U**-förmig.

In den Zellkernen des Wandbelegs aus dem Embryosacke von Fritillaria imperialis und in anderen entsprechenden Fällen wird, wie auch in dieser Arbeit wiederholt schon be-

---

1) Vergl. die Beschreibung und die Abbildungen in Controversen p. 31 und Taf. II, Fig. 72 und 73.

9*

rührt wurde, die Kernplatte gebildet aus einer doppelten Lage von primären, zu den beiden Seiten der Aequatorialebene angeordneten Segmenten. Diese Segmente sind an dem einen Ende hakenförmig umgekrümmt. Die inneren richten ihr gerades Ende nach den Polen, die randständigen mehr oder weniger stark nach aussen. Nachdem die Längsspaltung der Segmente erfolgt ist, beginnt das Auseinanderweichen ihrer Hälften. Da habe ich mich denn überzeugt, dass auch dieses Auseinanderweichen sich im Wesentlichen ebenso wie dasjenige der Segmentpaare in den Pollenmutterzellen von Lilium vollzieht. Anknüpfungspunkte für dieses Urtheil gewinnt man, wenn man ein wandständiges, stark nach aussen geneigtes Segment der Kernplatte der Fritillaria mit einem Segmentpaar in der Kernplatte von Lilium vergleicht. Wie in dem betreffenden Falle von Lilium die Segmentpaare zunächst an ihren dem Innern der Kernplatte zugekehrten Enden auseinanderweichen, so auch erfolgt bei Fritillaria die Trennung in den peripherischen Segmenten zunächst an den inneren Enden. Die nach aussen gekehrten Enden der randständigen Segmente in der Kernplatte von Fritillaria entsprechen aber den polwärts gerichteten Enden der inneren Segmente. Dem gemäss müssen die durch Längsspaltung der inneren Segmente entstandenen Segmentpaare an ihren zunächst polwärts gerichteten Enden am längsten in Zusammenhang bleiben. Die verschiedene Orientirung der primären Segmente in der Kernplatte ist es somit, welche hier, und in anderen entsprechenden Fällen, die Complication des Bildes veranlasst. Während die randständigen, nach der Aequatorialebene geneigten Segmente ganz ähnlich auseinanderklappen wie die Segmentpaare in der Kernplatte von Lilium, müssen die polwärts gerichteten Enden der inneren Segmente während der Trennung in die Aequatorialebene gezogen

werden. Das nach aussen gerichtete Ende der randständigen Segmente, das polwärts gerichtete, entsprechende Ende der inneren Segmente, wird aber übereinstimmend zu dem äquatorwärts gerichteten Ende der secundären Segmente [1]). Beim Auseinanderklappen der randständigen Segmente erfolgt, wie an den sich trennenden Segmentpaaren von Lilium, eine hakenförmige Umkrümmung des nunmehr polwärts gerichteten Endes. Beim Auseinanderweichen der inneren Segmentpaare wird das für den nächsten Pol bestimmte secundäre Segment aus J-förmig zunächst U-förmig, dann S-förmig und schliesslich ſ-förmig. Das für den entgegengesetzten Pol bestimmte, zunächst ja ebenfalls J-förmige Schwestersegment streckt sich mehr oder weniger gerade, um sich dann wieder an seinem, dem neuen Pol zugekehrten Ende hakenförmig einzukrümmen. Die beiden Schwestersegmente bleiben bis zuletzt mit denjenigen Enden verbunden, welche dem im Muttersegment polwärts gerichteten Ende entsprechen. Diese Enden werden an den Tochtersegmenten zu den äquatorialen. Die Umkrümmungsstellen der das U-förmige Stadium durchmachenden, an ihrer Ursprungsseite verbleibenden secundären Segmente bilden zwei zur Aequatorialebene parallele Ebenen, die sich ziemlich scharf in den Bildern zeichnen. Der Raum zwischen diesen beiden Ebenen erscheint aber in gerader Richtung von denjenigen secundären Segmenten durchsetzt, welche die Aequatorialebene passiren, um sich an den entgegengesetzten Pol zu begeben. Damit dürfte im Wesentlichen eine Uebereinstimmung meiner Angaben mit denjenigen von Heuser [2]) und Guignard [3]) erzielt sein.

---

1) Entgegen meinen früheren Angaben, Controversen p. 13 ff.

2) l. c. p. 87.

3) Nouvelles recherches p. 341.

Der kurze, äquatoriale Schenkel der primären Segmente wird somit zum polwärts gerichteten der secundären Segmente bei der Theilung der Zellkerne aus dem protoplasmatischen Wandbelege der Embryosäcke von Fritillaria. Wie wir gesehen haben, lässt sich dieser Vorgang auch ohne Weiteres an denjenigen bei Trennung der Segmentpaare während des ersten Theilungsschrittes in den Pollenmutterzellen von Lilium anschliessen. Dieses Verhalten dürfte somit ziemliche Verbreitung für die Gewebe der höheren Pflanzen beanspruchen. In den Geweben höherer Thiere kommt hingegen wohl ein etwas abweichender Vorgang vorwiegend zur Geltung [1]). Die Segmente haben dort alle die Neigung, sich im Stadium der Kernplatte, des Muttersternes, mehr oder weniger in der Aequatorialebene zu lagern und ihre Längshälften weichen alsdann an der nach der Mitte der Figur gerichteten Umbiegungsstelle zunächst auseinander. Sind, wie häufig, die beiden Schenkel der primären Segmente gleich lang, so bleiben die beiden secundären Segmente während ihrer Trennung mit beiden Schenkelenden auf einander gestützt. Ist der eine Schenkel kürzer, so bleibt der Contact nur an den längeren Schenkelenden bestehen. In beiden Fällen werden die dem ursprünglichen Schleifenwinkel des primären Segments entsprechenden Schleifenwinkel der secundären Segmente den Spindelpolen zugekehrt. Eine neue Umbiegung braucht dort nicht zu erfolgen. Der von Rabl gemachte Versuch, eine volle Uebereinstimmung in der Art der Umordnung der secundären Segmente in Thier- und Pflanzen-

---

1) Vergl. Rabl l. c. p. 269 ff. Die Schemata Taf. XII, Fig. 6, 7, 8 u. 9. Flemming, Neue Beiträge, die Schemata unter A Taf. XXVI; E. Van Beneden, Nouvelles recherches Taf. VI, Fig. 7 bis 9.

zellen herzustellen, lässt sich somit nicht durchführen. Es handelt sich aber schlechterdings nur um untergeordnete Differenzen; als maassgebende Uebereinstimmung bleibt die Längsspaltung der primären Segmente und Vertheilung der Schwestersegmente auf die beiden Pole. Uebereinstimmend sieht man auch die secundären Segmente sich mit einer Umbiegungsstelle nach den Polen zu bewegen, ganz abgesehen davon, welcher Art der Ursprung dieser Umbiegung ist.

Doch auch innerhalb dieser Grenzen gilt die Uebereinstimmung zunächst nur für die Wirbelthiere auf der einen, die höher organisirten Pflanzen auf der anderen Seite. Bei den niederen Pflanzen und Thieren können uns andere Erscheinungen bei der Trennung der Segmenthälften entgegentreten. Bei Spirogyra findet keinerlei Umlagerung bei dieser Trennung statt. Die Muttersegmente sind bereits so in der Kernplatte angeordnet, dass sie ihre Längshälften den beiden Polen zukehren, und nun rücken diese als Tochtersegmente, ohne weitere Lagenänderung zu erfahren, einfach aus einander. Eigen ist die Uebereinstimmung, die sich auch in diesem Punkte zwischen Spirogyra und den Richtungsspindeln der Ascaris ergiebt, eine Uebereinstimmung, die durch die sonstigen Analogien des Baues jedenfalls bedingt wird.

Hervorzuheben ist aber, dass auch in diesen, von den höheren Pflanzen und Thieren abweichenden Fällen, die Tochtersegmente durch Längsspaltung aus den Muttersegmenten hervorgehen, Uebereinstimmung somit in demjenigen Vorgang herrscht, in dem wir den Höhepunkt der mitotischen Kerntheilung zu erblicken haben. Wie weit diese Uebereinstimmung abwärts reicht, werden freilich erst weitere Untersuchungen zu zeigen haben.

IX. Auflösung der Kernkörperchen.

Im Knäuelstadium der Zellkerne, je nach dem Objecte etwas früher oder später, lösen sich die Kernkörperchen auf. In den Zellkernen aus dem protoplasmatischen Wandbeleg der Embryosäcke und des jungen Endosperms von Fritillaria imperialis wird der Kernsaft dadurch tingirbar [1]). Aehnliches lässt sich in den Zellkernen des Wandbelegs der Embryosäcke und des Endosperms von Allium odorum, Helleborus foetidus, Dictamnus albus, sowie anderer Pflanzen beobachten, während es auch Objecte giebt, an welchen diese Färbung des Kernsaftes nicht erfolgen will. So gelingt dieselbe auch nur schwer in den Zellkernen aus dem Wandbeleg der Embryosäcke von Galanthus nivalis, Leucojum aestivum, Hyacinthus orientalis, ungeachtet dieselben auffallend grosse Kernkörperchen besitzen. Ich hatte seinerzeit bei Galanthus nivalis beobachtet, dass Substanztheile des Nucleolus den Kernfäden anhaften [2]). Eine directe Aufnahme der Nucleolarsubstanz in die Kernfäden, die um jene Zeit in aufeinander folgende Chromatin- und Lininscheiben bereits differenzirt sind, war ich trotzdem nicht geneigt anzunehmen. Als wahrscheinlich stellte ich es aber hin, dass die im Kern-

1) Controversen p. 8.

2) Controversen p. 23; Taf. II, Fig. 46, 47.

saft gelöste Nucleolussubstanz den Kernfäden als Nahrung diene. Dieselbe Annahme machte ich für Fritillaria, bei der die Lösung der Nucleolen im Kernsaft nicht in Zweifel gezogen werden konnte. Eine der meinigen ganz ähnliche Ansicht hat alsdann Guignard vertreten[1]). Er fand bei Nothoscordum fragrans, ähnlich wie ich bei Galanthus nivalis, den Kernfäden anhaftende Nucleolen, doch hob er ausdrücklich hervor, dass eine directe Incorporation in die Kernfäden nicht anzunehmen sei, und dass die Nucleolen in den meisten Fällen sich überhaupt in freier Lage lösen[2]). Das Wiederauftreten der Nucleolen in den Tochterkernen findet nach Guignard in Contact mit den Fadenwindungen statt. Ihre Bildung fällt mit dem Zeitpunkt zusammen, wo die beiden chemischen Elemente des Kernfadens, d. h. die Chromatinkörner und das Hyaloplasma sich scheiden, und so könnte man glauben, dass die Nucleolen wenigstens einen Theil ihrer Substanz aus den Kernfäden ziehen. Sie sollen sich hierauf im Kernsafte ernähren[3]). Somit ist Guignard geneigt, die Nucleolen als einen Reservestoff aufzufassen, der sich von dem Kerngerüst zeitweilig trennt, um in dasselbe alsdann wieder aufgenommen zu werden[4]). — Went hat neuerdings dem Verhältniss der Nucleolen zu den Kernfäden speciell seine Aufmerksamkeit zugewandt[5]). Er lässt die Substanz der Kernkörperchen direct vom Kernfaden aufgenommen werden. Went findet, dass nach Behandlung der Kerne aus dem Wandbelege der Embryosäcke von Narcissus Pseudonarcissus

1) Nouvelles recherches p. 329.
2) l. c. p. 346.
3) l. c. p. 347.
4) l. c. p. 348.
5) Beobachtungen über Kern- und Zelltheilung, Ber. d. Deut. Bot. Gesell. 1887, p. 247.

mit Fuchsin-Jodgrün[1]) die Kernfäden vor Aufnahme des Nucleolus sich blaugrün, die Nucleolen roth färben. Nach Aufnahme des Nucleolus in die Kernfäden soll die Farbe der letzteren violett erscheinen und sich so während der Metaphasen, und zum Theil auch der Anaphasen, bis zu dem Zeitpunkt erhalten, wo die Nucleolen innerhalb der Tochterkerne wieder aufgetreten sind; dann färben sich die Kernfäden nur noch blaugrün. Nach Aufnahme der mit Fuchsin-Jodgrün sich roth färbenden Nucleolen soll auch im protoplasmatischen Wandbeleg der Embryosäcke von Hyacinthus orientalis, von Tulipa silvestris und von Imanthophyllum miniatum die zuvor blaugrüne Farbe der Kernfäden grünlich violett werden. — Diese Went'schen Farbenreactionen könnten in der That für eine Aufnahme der Nucleolarsubstanz in die Kernfäden, oder vielleicht richtiger nur für eine Imbibition der Kernfäden mit Nucleolarsubstanz sprechen, doch verlangen sie thatsächlich eine andere Deutung. Nach eingehendem Studium dieser Verhältnisse in den Wandbelegen der Embryosäcke von Leucojum aestivum bin ich nämlich zu der Ueberzeugung gelangt, dass es sich blos um Färbungsdifferenzen handelt, die durch die verschiedene Tinctionsfähigkeit der Kernfäden in verschiedenen Entwicklungsstadien veranlasst werden. In den Kernen, die, noch von ihrer Wandung umgeben, sich im Knäuelstadium befinden, werden die Kernfäden durch die Fuchsin-Jodgrün-Lösung grauviolett, die Nucleolen intensiv roth gefärbt. Die Elemente der Kernplatte sind viel intensiver als im Knäuelstadium tingirt und erscheinen rothviolett. Es ist nun zu constatiren, dass diese Farbenänderung mit dem Kürzer- und

1) Die Zusammensetzung dieser Farblösung vergl. Controversen p. 26; oder Bot. Practicum II. Aufl. p. 575.

Dickerwerden der Kernfäden verbunden und unabhängig von der Auflösung der Kernkörperchen ist, welche oft stark verzögert werden und erst auf diese Farbenänderung folgen kann. Nicht selten findet man hier noch einen grossen Theil der Nucleolarsubstanz in fester Form innerhalb der Kernspindel, zwischen den zur Kernplatte angeordneten Kernfäden, vor. Die Spindelfasern nehmen bei dieser Behandlung, was ja auch nicht ohne Interesse ist, dieselbe rothe Färbung wie das umgebende Cytoplasma an. Auf Grund meiner neueren Erfahrungen erscheint es mir überhaupt unwahrscheinlich, dass die Nucleolarsubstanz, auch nach ihrer Auflösung im Kernsafte, den Kernfäden als Nahrung dienen sollte. In den eben behandelten Zellkernen aus dem Embryosacke von Leucojum aestivum ist für alle Fälle die ganze Differenzirung der Kernfäden, ihr Aufbau aus Linin- und Chromatinscheiben vollendet, bevor die Auflösung der Kernkörperchen beginnt. Dasselbe gilt für die Zellkerne aus dem protoplasmatischen Wandbeleg der Embryosäcke von Fritillaria. In dem Maasse, als die Kernfäden derselben dicker und kürzer werden, nimmt ihre Tinctionsfähigkeit zu. Diese ist aber von dem Umstande, ob die Kernkörperchen bereits gelöst sind oder nicht, unabhängig und nur an den bestimmten Entwicklungsgrad gebunden. Nicht minder werden die meist enormen Kernkörperchen der Zellkerne aus dem protoplasmatischen Wandbelege der Embryosäcke von Galanthus nivalis erst nach vollendeter Differenzirung der Kernfäden, im Knäuelstadium, aufgelöst. Von einer der Masse des Kernkörperchens gleichkommenden Volumenzunahme der Kernfäden kann dort nicht die Rede sein[1]). Die relativ sehr kleinen Kernplatten im Wandbeleg der Embryosäcke von

---

1) Vergl. die Figuren 44 bis 48 Taf. II der Controversen.

Helleborus foetidus stehen überhaupt nicht im Verhältniss zu dem Volumen der relativ sehr grossen Kernkörperchen. Auch besitze ich ein Präparat des Wandbelegs aus dem Embryosack von Galanthus nivalis, dessen Verhalten mir geeignet erscheint, gegen die Went'schen Farbenreactionen angeführt zu werden. Dieses mit Safranin tingirte, in Dammarlack eingebettete Präparat hat sich nämlich mit der Zeit so weit entfärbt, dass es nur noch die Kernkörperchen intensiv purpurroth, die Kernfäden dagegen nur schwach rosenroth gefärbt zeigt. Ein Unterschied in der Intensität der Färbung der Kernfäden ist aber nicht zu bemerken, sie mögen nun einem Stadium vor und nach Auflösung der Kernkörperchen angehören. In den Mutterkernen der Pollenmutterzellen von Lilium schwindet das Kernkörperchen ebenfalls erst mit Auflösung der Kernwandung, nachdem das Cytoplasma in die Kernhöhle eingewandert ist, somit lange nachdem die für die Kernplatte bestimmten Segmentpaare ihre Entwicklung vollendet haben.

Nach alledem muss die Annahme, dass die Nucleolen an der Ernährung der Kernfäden betheiligt sind, unwahrscheinlich erscheinen. Es fällt der Nucleolarsubstanz vielmehr eine andere Aufgabe zu, mit der wir uns später werden zu beschäftigen haben.

X. Der Kernsaft.

Auch nach Auflösung der Kernwandung und Einwanderung des Cytoplasmas bleibt der Kernsaft innerhalb des Raumes der ursprünglichen Kernhöhle erhalten. Dieser Umstand, verbunden mit der Thatsache, dass dem eindringenden Cytoplasma gröbere Körner fehlen, dass es daher oft feinkörniger als die Umgebung erscheint, dass es weiterhin bei Umwandlung in die Spindelfasern noch feinkörniger wird, dass es endlich sich in der Kernhöhle doch nur in relativ geringerer Masse ansammelt, also weniger dicht als in der Umgebung bleibt, bringt es mit sich, dass die ursprüngliche Kernhöhle sich auch nach Auflösung der Kernwand heller im Zellkörper zeichnet. Diese Erscheinung fällt im frischen Zustande mehr als an den mit Alcohol fixirten Objecten auf, ist aber auch an letzteren direct oder nach entsprechender Behandlung zu constatiren. So lässt sich auch in den Pollenmutterzellen von Lilium die Grenze der ursprünglichen Kernhöhle des Mutterkerns an den mit Alcohol fixirten mit Safranin tingirten Präparaten unterscheiden, ungeachtet die Segmentpaare durch das eingedrungene Cytoplasma mehr oder weniger zusammengedrängt worden sind. Die früheren Umrisse des Kerns zeichnen sich alsdann in einiger Entfernung von den Segmentpaaren, genau entsprechend der Stelle, an der sich

zuvor die Kernwandung befand[1]). Nach Ausbildung der Spindelfasern vertheilt sich der Kernsaft zwischen denselben und dann ist es die ganze Kernspindel, die heller als die Umgebung erscheint. An Alcoholpräparaten treten diese Verhältnisse besonders hervor, wenn man dieselben der Einwirkung von 1 % Goldchloridlösung aussetzt. — Aus allen diesen Angaben erklärt sich wohl zur Genüge die von Zacharias betonte dauernde Abgrenzung des Zellkerns und des Cytoplasma. Die ursprüngliche Kernhöhle bleibt in der That bis zur Spindelbildung unterscheidbar, doch nur aus den eben erörterten Gründen, nicht in Folge einer dauernden Trennung von Zell- und Kernsubstanz in der Zelle. Die Angabe von Zacharias, die Abgrenzung der Kerne gegen das Zellplasma schwinde nicht, wenn dieselben in den Spindelzustand übergehen, entspricht somit dem wirklichen Thatbesand, nicht aber die weitere Behauptung, es werde dies dadurch bedingt, dass kein Zellplasma in das Kerninnere eindringe[2]). Nicht besser begründet, soweit sie auf höhere Thiere und Pflanzen erstreckt werden sollen, sind somit auch die Pfitzner'schen Sätze: „dass der Zellkern ein zu jeder Zeit vollständig selbständiges, innerhalb der Zelle gelegenes, abgeschlossenes Gebilde, die Karyokinese aber der Ausdruck eines innerhalb des Zellkerns ablaufenden Vorgangs, bei welchem keine morphologischen Bestandtheile des Zellleibes activ eingreifen“ [3]), sei. Dieser Ausspruch hat Waldeyer veranlasst, eine Uebereinstimmung zwischen der indirecten und der directen Kern-

---

1) Vergl. die Figuren 65 u. 66, Taf. II in meinen „Controversen“.

2) Bot. Ztg. 1887 p. 335, 348. Bot. Centralblatt 1887, Bd. XXXII, p. 59. Bot. Zeitung 1888 p. 35 u. 36.

3) Zur morphologischen Bedeutung des Zellkerns, Morphol. Jahrbuch Bd. XI, 1885, p. 17.

theilung anzunehmen. „Es giebt“, meint Waldeyer, „nur eine Art der Kerntheilung und zwar, wenn wir von dem Kernkörperchen absehen, nach dem Remak'schen Schema, wobei der Kern, wie später die Zelle, in einer bestimmten Ebene, der Theilungsebene, in zwei meist gleiche Hälften durchgeschnürt wird“ [1]). Diese Uebereinstimmung könnte ja in der That nur erwünscht sein, sie lässt sich aber mit den Thatsachen nicht in Einklang bringen. — Eine wirklich dauernde Abgrenzung der Kernsubstanz gegen den übrigen Zellleib ist im Thierreich vornehmlich, wenn nicht ausschliesslich, nur bei Protozoën gegeben, im Pflanzenreiche vielleicht aber bei solchen niederen Gewächsen, bei welchen Kern- und Zelltheilung sich unabhängig von einander abspielen. Auf diesen Punkt komme ich aber später zurück.

Bei pflanzlichen Objecten wird ganz allgemein der gesammte Kernsaft zwischen die Spindelfasern aufgenommen, so dass ich Fälle, wo dies nicht geschieht, hier zunächst vernachlässigen konnte. Thatsächlich sind aber auch Fälle letzterer Art, wenn auch selten, zu beobachten. So giebt Guignard beispielsweise an [2]), dass um die primäre Kernspindel im Embryosack von Lilium candidum ein heller Raum vorhanden ist, der nur wenig Körnchen führt und dessen Umfang dem Umriss des noch von seiner Wandung umgebenen Zellkerns entspricht. Weit extremer sind die Erscheinungen, auf welche ich schon vor längerer Zeit aufmerksam machte und die in den Eiern der Coniferen sich beobachten lassen. Die vier ersten Kerne, welche als Descendenten des Keimkerns den organischen Scheitel des Eies

---

1) Ueber Karyokinese, Deutsche med. Wochenschrift, 1886 No. 1 ff., Sep.-Abdr. p. 22.

2) Nouvelles recherches p. 328.

einnehmen, zeichnen sich durch ein sehr lockeres Gerüste und durch sehr reichlichen Kernsaft aus. Die Kernspindel, die sich weiterhin in der Kernhöhle bildet, nimmt nur einen kleinen Theil derselben ein und erscheint demgemäss von einem hellen Hof umgeben, dessen äussere Grenze der zuvorigen Lage der Kernwandung entspricht. Die Figuren 156 und 158 Taf. VI der III. Auflage meines Zellenbuches [1]) geben dieses Verhältniss genau an. Der helle Hof um die Kernspindel besteht aus körnchenfreiem, weitmaschigerem, mit Kernsaft durchtränktem Cytoplasma. Selbst die beiden Tochterkernanlagen sammt Verbindungsfäden kommen noch innerhalb des hellen Raumes, somit in dem Bereich der Kernhöhle des Mutterkerns zu liegen. Erst der sich vergrössernde Complex der die Zellplatte bildenden Verbindungsfäden und die wachsenden Kernhöhlen der Tochterkerne vermögen schliesslich den ganzen Kernsaft des Mutterkerns in sich aufzunehmen (l. c. Fig. 160).

Was im Pflanzenreich relativ nur selten, scheint im Thierreich verbreitet zu sein, denn helle Höfe um die Theilungsfiguren werden dort für die meisten Objecte beschrieben. Im Speciellen beschäftigte sich mit diesen hellen Höfen neuerdings Franz Tangl [2]), ein Schüler Flemming's, in einer gegen Pfitzner's Auffassung von der dauernden Abgrenzung der Kernsubstanz gerichteten Arbeit. F. Tangl hält es auch für wahrscheinlich, dass der helle Hof durch eine Vermischung des Kernsaftes mit der „Interfilarmasse" des Cytoplasma veranlasst wird [3]). Diese Auffassung dürfte durch

1) Vergl. dort unten den Text p. 47.

2) Ueber das Verhältniss zwischen Zellkörper und Kern während der mitotischen Theilung, Archiv f. mikr. Anat. 1887, Bd. XXX, p. 529.

3) l. c. p. 541, 543.

die bei Pflanzen zu beobachtenden Vorgänge sich stützen lassen.

Bei Spirogyren scheinen besondere Einrichtungen zu bestehen, um das Vermischen des Kernsaftes mit dem umgebenden Zellsafte zu verhindern. In diesem Sinne möchte ich wenigstens die Vorgänge deuten, die bei der Anlage der Spindelfasern zu beobachten sind. Bei Spirogyra polytaeniata schwillt der Zellkern, während das Kernkörperchen sich löst, bedeutend an; schwillt dann in dem Maasse ab, als sich die Spindelfasern an seinen beiden Endflächen differenziren. Bei Spirogyra nitida dringt gar das Cytoplasma in die abgeschlossene Kernhöhle ein, um dort die Spindelfasern zu bilden. Zwischen letzteren mag aber in beiden Fällen der Kernsaft der Kernhöhle festgehalten werden.

Der Kernsaft nimmt die Substanz der sich lösenden oder vielleicht nur verquellenden Kernkörperchen in sich auf und wird dadurch öfters tingirbar. Nucleolarsubstanz und Kernsaft entmischen sich aber auf späteren Entwicklungsstadien. Eigenthümliche Fälle sind mir in den Wandbelegen einiger Amaryllideen, so namentlich von Galanthus nivalis, vorgekommen, wo es schien, als wenn der Kernsaft unter Umständen nicht hätte die gesammte Masse der Nucleolarsubstanz zurückzuhalten vermocht. Das Cytoplasma mancher Präparate, des mit Alcohol fixirten, mit Safranin tingirten Materials, zeigte um die Theilungsfiguren zerstreut unregelmässige, ungleich grosse Körnchen von den Reactionen der Nucleolen. Diese Körnchen nahmen dort ab, wo die Tochterkerne sich reconstruirten, um zwischen den ruhenden Kernen ganz zu verschwinden.

XI. Die Verbindungsfäden und die Zellplatte.

In seinen Studien über „Protoplasmamechanik" behauptet Berthold, dass die Spindelfasern nicht, wenigstens nicht alle, von Pol zu Pol gehen. An mit 10 % Sodalösung behandeltem Alcoholmaterial von Hyacinthus könne man sich auf das bestimmteste davon überzeugen [1]). Ich war und bin für höhere Pflanzen zu entgegengesetzten Resultaten gelangt. Zwar kann ich die Angaben von Berthold nicht direct an Hyacinthus prüfen, da ich weder weiss, was Berthold für einen Hyacinthus, noch welchen Theil dieser Pflanze er untersucht hat. Doch sind meine eigenen Untersuchungen in diesem Punkte so zahlreich, dass sie wohl eine Verallgemeinerung gestatten. Ausser der 10 % Sodalösung habe ich vornehmlich rauchende Salzsäure angewandt und mit derselben den protoplasmatischen Wandbeleg der Embryosäcke von Fritillaria imperialis, Hyacinthus orientalis, Narcissus Pseudonarcissus, Leucojum aestivum, Helleborus viridis, junges Endosperm von Fritillaria imperialis und Allium odorum, Pollenmutterzellen von Lilium bulbiferum, Chlorophytum Sternbergianum und Helleborus foetidus behandelt. Das Resultat blieb stets das nämliche. Nur in Präparaten, die während der Fixirung gelitten haben, können die Spindelfasern wirklich

1) l. c. p. 201.

unterbrochen sein. Als besonders günstig erwiesen sich auch für die vorliegende Beobachtung diejenigen, früher schon erwähnten Präparate, die mehrere Wochen lang in angesäuerter Pepsinlösung gelegen hatten und aus welchen die Kernsegmente vollständig herausgelöst worden waren. Dasselbe Ergebniss, wie das hier vertretene, haben auch die Untersuchungen von Went gehabt[1]). Auch Flemming giebt für die Spermatocyten von Salamandra an, dass deren Spindel als vollkommen continuirliches Gebilde sich zeigt, an dem im Aequator keine Unterbrechung, nicht einmal eine Differenzirung sich erkennen lässt. „Allerdings", fügt Flemming hinzu, „ist die Faserung so fein und so dicht, dass es nicht möglich ist, eine Einzelfaser ganz sicher von Pol zu Pol zu verfolgen", es liesse sich somit nicht feststellen, dass die Fasern auf dieser ganzen Strecke continuell sind, aber auch das Gegentheil sei nicht zu behaupten, da sich Unterbrechungen nicht sehen lassen[2]). Noch bestimmter behauptet Carnoy[3]) die Continuität der Spindelfasern in den Kernspindeln der Arthropoden. Diese Fasern seien dort so dick, dass man sie leicht von einem Pol zum andern verfolgen könne. — In den grösseren Kernspindeln der Pollen- und Sporenmutterzellen, aber oft auch in kleineren, wie beispielsweise denjenigen im Endosperm von Sambucus nigra ist es nicht einmal nöthig, die Spindelfasern durch besondere Reagentien deutlicher zu machen, oder die Elemente der Kernplatte durch Salzsäure anquellen zu lassen, die Continuität der Spindelfasern von Pol zu Pol ist ohnedies zu sehen;

1) Berichte der Deut. bot. Gesell. 1887 p. 253.
2) Neue Beiträge p. 132.
3) Cytodiérèse des Arthropodes p. 345.

nach Behandlung mit rauchender Salzsäure springt diese Continuität sofort in die Augen.

Anders ist es nach E. Van Beneden[1]) und Boveri[2]) in den Furchungsspindeln von Ascaris megalocephala und nach Boveri auch in den Richtungsspindeln von Ascaris und in den Hodenzellen des Krebses[3]). Da soll die Spindel aus zwei Hälften bestehen, die nur durch die Elemente der Kernplatte zusammengehalten werden. E. Van Beneden lässt einen Theil der Spindelfasern in der Furchungsspindel von Ascaris von Pol zu Pol verlaufen[4]), und Boveri[5]) bemerkt, bei Schilderung der Vorgänge, die sich während der Anlage der zweiten Richtungsspindel von Ascaris (Typus Van Beneden) abspielen, dass letztere jedenfalls den an anderen Objecten viel schwieriger zu erbringenden Beweis liefere, „dass es Fälle giebt, in denen die Spindelfasern oder ein Theil derselben nicht continuirlich von einem Pol zum andern reichen, sondern aus zwei Hälften bestehen, die erst durch die Vermittlung der chromatischen Elemente in Zusammenhang gebracht werden."

Dass durch diese Befunde die für höhere Thiere, vornehmlich Wirbelthiere, gewonnenen Resultate nicht in Frage gestellt werden können, das lehrt wohl überzeugend das Verhältniss von Spirogyra zu den höheren Pflanzen. Denn bei Spirogyra ist es ebenfalls sicher festzustellen, dass die Kernspindel aus zwei Hälften besteht und dass nur die wenigsten Spindelfasern die Aequatorialebene durchsetzen. Nichts desto

---

1) Nouvelles recherches p. 50 ff., 60 ff.

2) l. c. p, 79.

3) Vergl. dagegen Carnoy, La Cytodiérèse chez les Arthropodes p. 320 u. 345.

4) l. c. p. 61.

5) Zellen-Studien p. 49.

weniger steht die Continuität der sämmtlichen Spindelfasern von Pol zu Pol für die höheren Pflanzen fest.

Berthold[1]) hält es für wenig wahrscheinlich, dass die Spindelfasern eine Bedeutung für die von den Kernfäden einzuschlagende Bewegungsrichtung haben sollten. Ihre Zahl steht nach Berthold „in gar keiner Beziehung zu der der Kernfäden, auch ist den letzteren ihre Bewegungsrichtung durch die in der Grundmasse herrschenden bipolaren Symmetrieverhältnisse zur Genüge aufgenöthigt". Für die Rechtfertigung der Annahme, dass die Spindelfasern die Kernfäden an ihre Bestimmungsorte leiten, glaube ich bereits hinlängliche Stützen aus eigenen und fremden Untersuchungen beigebracht zu haben; was die Zahl der Spindelfasern anbetrifft, so ist diese in den Pollenmutterzellen der Zahl der Segmentpaare thatsächlich gleich. Hiervon kann man sich besonders leicht in den Pollenmutterzellen von Lilium überzeugen[2]) und kann dies auch aus Guignard's und meinen Abbildungen ersehen. Wo die Spindelfasern sehr schwach markirt oder die Elemente der Kernplatte sehr zahlreich sind, da ist der Nachweis für eine Uebereinstimmung der Zahlen sehr schwer oder unmöglich. In dem Wandbelege der Embryosäcke und im Endosperm von Fritillaria imperialis gelang es mir immerhin diesen Nachweis mit ziemlicher Bestimmtheit zu führen, so dass ich es als wahrscheinlich aussprechen kann, dass bei höheren Pflanzen die Uebereinstimmung in der Zahl zwischen Kernfäden und Spindelfasern mindestens sehr verbreitet ist. Eine grössere Zahl von Spindelfasern als Kernfäden lässt sich sehr wohl mit den bekannten Theilungsvorgängen in Ein-

---

1) l. c. p. 202.

2) Strasburger, Controversen p. 30, Guignard giebt dies auch für die Kernspindel im Embryosack von Lilium an, Nouvelles recherches p. 325.

klang bringen, schwieriger wäre es bei diesen Vorgängen mit einer geringeren Anzahl von Spindelfasern als Kernfäden auszukommen. Solche Fälle sind aber bis jetzt auch nicht beobachtet worden. Eine grössere Zahl von Spindelfasern ist für Spirogyra, freilich also bei einem von den höheren Pflanzen abweichenden Theilungsmodus, constatirt; auf eine grössere Anzahl von Spindelfasern, bei einer mit den höheren Pflanzen übereinstimmenden Theilungsart, weisen viele Abbildungen bei Thieren hin, so beispielsweise auch die Schemata für Salamandra in Flemming's letzter Publication [1]).

Berthold [2]) giebt an, dass die Spindelfasern in dem Maasse schwinden, als die Theilhälften der Kernfäden gegen die Pole zu vorrücken, sie sollen auf keinen Fall in Beziehung zu den eigentlichen „Zellfäden" stehen. Diese letzteren treten nach Berthold erst lange nachher auf und ganz unabhängig vom alten Kern sowohl, wie von den beiden Tochterkernen. Diesen Berthold'schen Angaben entgegen kann man sicherstellen, dass in den Geweben der höheren Pflanzen die secundären Segmente längs der Spindelfasern an ihren Bestimmungsort gelangen. Die Spindelfasern verharren in ihrer Lage, wie sich das leicht durch Behandlung entsprechender Präparate mit den schon erwähnten Reagentien, am raschesten mit rauchender Salzsäure, nachweisen lässt. Diesen Weg der Beweisführung hat neuerdings auch Went eingeschlagen [3]) und das für Narcissus Pseudonarcissus erhaltene Resultat in einer Abbildung [4]) fixirt. Dieselbe zeigt die unversehrte Kernspindel, aus welcher die

1) Neue Beiträge Taf. XXVI.
2) l. c. p. 202.
3) Berichte d. Deut. bot. Gesell. 1887 p. 253.
4) l. c. Taf. XI, Fig. 7.

secundären Segmente weggelöst sind. Dieselben hatten an zwei Drittel ihres Weges nach den Polen bereits zurückgelegt. — Dass auch für thierische Zellen vielfach ein solches Entlanggleiten der secundären Segmente an den Spindelfasern angenommen werden muss, das zeigen vor Allem die Schilderung und die Abbildungen von Flemming für die Spermatocyten von Salamandra [1]) und zahlreiche Figuren bei Carnoy [2]).

Ueber die Ursache der Bewegung der secundären Segmente längs der Spindelfasern lässt sich noch nichts bestimmtes sagen. Die Annahme, dass dieselbe durch Plasmaströmung vermittelt sei, ist mir auf Grund neuer Untersuchungen unwahrscheinlich geworden. — Für die Pollenmutterzellen von Lilium lässt sich der sichere Nachweis führen, dass nur eine Spindelfaser für jedes Segmentpaar vorhanden ist. Daraus folgt schon, was auch die directe Beobachtung bestätigt, dass je zwei Schwestersegmente sich in entgegengesetzter Richtung an derselben Spindelfaser zu bewegen haben. Es müssten somit in jeder Spindelfaser zwei entgegengesetzt gerichtete Ströme angenommen werden, eine Hypothese, für welche hier alle Anknüpfungspunkte fehlen. Ja, thatsächlich steht es fest, dass es bis jetzt an keinem der im Leben beobachteten Objecte gelang, eine Strömung in oder an den Spindelfasern zu sehen. Am eingehendsten hat Platner [3]) die Hypothese einer Strömung in der Kernspindel für die Erklärung des Auseinanderweichens der se-

1) Neue Beiträge p. 420, Taf. XXIV Fig. 26 bis 29 und die schematischen Abbildungen Taf. XXVI.

2) Vornehmlich in La Cytodiérèse chez les Arthropodes.

3) Die Karyokinese bei den Lepidopteren, Intern. Monatsschrift für Anat. u. Hist., Bd. III, p. 377.

cundären Segmente zu verwerthen gesucht. Die Spindelfasern bilden nach Platner ein einziges, zusammenhängendes Stromsystem, in welchem eine circulirende Strömung herrscht. In jeder Spindelfaser lässt er nur einen Strom in constanter Richtung sich bewegen. Diese Hypothese operirt nun aber nicht allein mit unerwiesenen Strömungen, sie verlangt auch weiter den Zusammenhang aller Spindelfasern an den Polen, was bei pflanzlichen Kernspindeln, wie wir gesehen haben, nicht immer zutrifft; endlich müsste dieser Hypothese zufolge für jedes secundäre Segment eine besondere Spindelfaser vorhanden sein, was beispielsweise in den Pollenmutterzellen von Lilium sicher nicht der Fall ist.

Auf Grund meiner Beobachtungen halte ich es für wahrscheinlicher, dass die Kernfäden eigenmächtig die Bewegung nach den Spindelpolen ausführen und die Spindelfasern nur als Stütze für diese Bewegung benutzen. Greifen wir in unseren Erfahrungen zurück, so sehen wir die Kernfäden zunächst noch innerhalb der geschlossenen Kernhöhle und unabhängig von den Polen die Umlagerung ausführen, welche zur Anordnung des lockeren Knäuelstadiums führt. Durch diese Umlagerung beweisen sie aber unwiderleglich, dass sie zu selbstständigen Bewegungen befähigt sind. Bei diesen Bewegungen dient ihnen die Kernwandung als Stütze. Weiterhin führen sie, unter dem Einfluss der Pole, an einander, vielleicht auch an dem eingedrungenen Cytoplasma sich stützend, die Umlagerung nach den Polen zu aus, und schliesslich finden sie an den Spindelfasern den nöthigen Halt, um ihre definitive Anordnung zu vollziehen. Die Längshälften der Segmente stützen sich während ihrer Trennung an einander mit ihren Enden und werden so, jedenfalls auch unter polarem Einfluss, aus einander und an den Spindelfasern entlang in die richtige Lage gebracht. Die Bewegung nach den Polen

könnte endlich auch eine active, wenn auch von den Polen aus inducirte Bewegung der Kernfäden längs der Spindelfasern sein. In welcher Art man sich die Wirkung der Pole denken mag, kommt dabei zunächst nicht in Betracht, es wäre ja möglich, dass es sich dabei um einen chemischen Reiz handelt, ähnlich demjenigen, der die Plasmodien, Bacterien oder Oscillaria-Fäden veranlasst, bestimmte Bewegungsrichtungen einzuschlagen.

Anders als ich es hier versucht habe, wird von E. Van Beneden[1]) die Bewegung der secundären Segmente nach den Polen der Spindel in den Furchungsspindeln der Ascaris-Eier gedeutet. E. Van Beneden lässt die Spindelfasern sich contrahiren und die secundären Segmente nach den Polen ziehen. Mehrere Spindelfasern sind nach E. Van Beneden mit demselben Segment verbunden und hieraus soll es sich erklären, dass die secundären Segmente in eigenartig gebrochener Form sich den Spindelpolen nähern. An den Umbiegungsstellen setzen, nach E. Van Beneden, die Spindelfasern an. „Diese Thatsache", schreibt E. Van Beneden, „scheint uns in klarer Weise die Contractilität der die achromatische Spindel bildenden Fasern zu zeigen". Die Verbindungsfäden lässt E. Van Beneden aus einem achromatischen Stroma entstehen, das die secundären Segmente bei ihrer Trennung zurücklassen. Diese Verbindungsfäden sollen zwischen den Tochterkernen Meridiane beschreiben, die nicht in der Verlängerung der von den Polen ausgehenden Fasern liegen[2]). In der letzten Publication E. Van Beneden's finde ich über die Verbindungsfäden nur die Angabe, dass während

---

1) Nouvelles recherches p. 40 ff.

2) Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire 1883 p. 341.

des Auseinanderweichens der secundären Segmente der Raum zwischen denselben sich mit einer hellen Substanz füllt und durch die Verbindungsfäden, welche die chromatischen Elemente der beiden Tochtersterne verbinden, scharf abgegrenzt erscheint[1]). — Auch Boveri fasst das Auseinanderweichen der Tochtersegmente in der Richtungsspindel (Typus Van Beneden) des Ascaris-Eies „als das Resultat einer Contraction der an das chromatische Element sich ansetzenden Spindelfaserhälften“[2]). Während des Auseinanderweichens der Tochtersegmente werden zwischen denselben chromatische Verbindungsfäden ausgesponnen, die weiterhin allmählich schwinden. Befinden sich die Tochtersegmente schliesslich an den Spindelpolen, so erfüllen die Spindelfasern als Verbindungsfäden gleichmässig den ganzen Raum zwischen denselben, ein Verhalten, dessen Ausbildung, wie Boveri schreibt, ihm nicht ganz klar geworden ist[3]).

Aehnlich wie in den Ascaris-Eiern liegen die Verhältnisse auch bei Spirogyra polytaeniata. Die Mehrzahl der Spindelfasern setzt an die Segmente der Kernplatte an und muss beim Auseinanderrücken derselben kürzer werden. Dass diese Verkürzung durch Contraction bedingt, und die Veranlassung des Auseinanderrückens der beiden Kernplattenhälften sein sollte, muss mir für Spirogyra unwahrscheinlich erscheinen. Die Bewegung der Segmente bei Spirogyra dürfte vielmehr im ersten Augenblicke auch längs der die Aequatorialebene durchsetzenden, als Verbindungsfäden zurückbleibenden Spindelfasern erfolgen, als treibendes Moment aber der osmotische Druck hinzukommen, dessen Vorhanden-

1) Nouvelles recherches p. 73.

2) Zellen-Studien p. 47.

3) Ebendas. p. 48.

sein ich bei der Beschreibung der Spirogyra wahrscheinlich zu machen suchte. In wie weit die für Spirogyra gewonnenen Anschauungen sich, bei sonstiger Analogie, für Ascaris werden verwerthen lassen, bleibe dahingestellt, nur sei nochmals betont, dass die Vorgänge bei Spirogyra und Ascaris keinesfalls dazu dienen dürfen, die bei höheren Thieren und Pflanzen beobachteten Erscheinungen in Frage zu stellen. Sie lehren aber, dass eine weitere Untersuchung der Kerntheilungsvorgänge ausserhalb des Bereichs der höheren Pflanzen und der höheren Thiere sehr fruchtbringende Resultate verspricht und in der That schliesslich allein eine allgemeine Auffassung der karyokinetischen Vorgänge ermöglichen wird.

Für die Furchungsspindeln der Eier von Coelenteraten, Echinodermen und Mollusken ist eine Verschiebung der secundären Segmente während ihres Auseinanderweichens längs der Spindelfasern und die Erhaltung der letzteren als Verbindungsfäden angegeben worden. So geschah es im Besonderen auch von Flemming, der die Furchung der Eier bei den Echinodermen einem eingehenden Studium unterwarf[1]).

Ich bemerkte vorhin schon, dass in Präparaten, welche bei der Fixirung gelitten haben, die aus den Spindelfasern hervorgegangenen Verbindungsfäden sehr wohl im Aequator unterbrochen sein können. Gewisse Stadien vor und während der Einschaltung der secundären Verbindungsfäden zeigen sich aus später zu erörternden Gründen in dieser Beziehung besonders empfindlich. Es treten alsdann leicht Vacuolen in der Aequatorialgegend auf und veranlassen Continuitätsunterbrechungen. Solche Unterbrechungen sind in meinen auf

---

1) Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen III. Theil. Archiv f. mikros. Anatomie, Bd. XX, p. 25.

Taf. III dargestellten, dem protoplasmatischen Wandbeleg des Embryosacks von Leucojum aestivum entnommenen Figuren 48 bis 50 zu sehen. Später, nachdem sich die Verbindungsfäden von den Kernen getrennt, an Dicke zugenommen und nach der Aequatorialebene zurückgezogen haben, werden sie resistenter, so dass sie in denselben Präparaten gut erhalten bleiben (vergl. Fig. 50, Taf. III), in welchen die Verbindungsfäden auf früheren Stadien unterbrochen sind. Stützt man nun seine Behauptung auf so veränderte Präparate, so kann man in der That leicht meinen, dass die von den Kernen getrennten Verbindungsfäden ganz unabhängig von den die Kerne zuvor verbindenden entstehen.

Die ganzen Vorgänge, welche auf die Theilung der Kernplatte folgen, wollen wir nun an einzelnen Objecten und zwar zunächst in der Endospermanlage von Fritillaria imperialis verfolgen. Die Abbildungen wurden vornehmlich einem Präparat entnommen, in welchem die erste, aus dem Wandbeleg entstandene Zellschicht zur Beobachtung vorlag. In dieser Zellschicht schritt noch der Theilungsvorgang, ähnlich wie in ungetheilten Wandbelegen, gleichmässig in einer Richtung fort. Das Präparat zeichnet sich durch überaus scharfe Safraninfärbung aus und zeigt, nach Auflösung der Kernkörperchen, auch den Kernsaft deutlich tingirt. — Während die Trennung der Segmentpaare sich vollzieht, nimmt die Theilungsfigur an Breite zu (Taf. III, Fig. 8), als wenn hierdurch Raum für das Vorbeigleiten der von beiden Seiten her kommenden secundären Segmente in der Aequatorialebene geschaffen werden sollte. Während die Umordnung der secundären Segmente sich vollzieht, treten die polaren Theile der Kernspindel viel deutlicher vor. Es hängt dies mit dem Umstande zusammen, dass die tingirbaren, stärker lichtbrechenden Bestandtheile des Kernsaftes gegen die Pole ge-

drängt werden. Die polaren Theile der Spindel sind demgemäss jetzt wesentlich dunkler wie zuvor gefärbt. Ebenso ist der Raum zwischen den Segmenten von tingirbarer Substanz erfüllt, während die Aequatorialebene heller sich zu zeichnen beginnt. Letztere Entwicklung nimmt zu, sobald sich die beiden Tochterkernanlagen vollständig getrennt haben (Fig. 10). Alsdann werden auch in der Aequatorialebene die Spindelfasern gut sichtbar, die zuvor mehr oder weniger vollständig durch die secundären Segmente verdeckt waren. — Das sich schärfere Markiren der terminalen Spindeltheile während des Auseinanderweichens der beiden Kernplattenhälften war auch bereits Guignard[1]) bei der Theilung der primären Zellkerne im Embryosack von Lilium aufgefallen. Er giebt auch an, dass sich diese Theile alsdann mit Hämatoxylin besonders lebhaft färben. Guignard möchte das aber dem Umstande zuschreiben, dass ein Theil der Substanz der Spindelfasern sich nach den Polen zurückziehe, ihr äquatorialer Theil aber sehr zart werde und an Tinctionsfähigkeit verliere. Bei Fritillaria treten zwar, wie schon erwähnt, die terminalen Spindeltheile scharf vor und werden stärker gefärbt, von einem Dünnerwerden der äquatorialen Theile ist aber nichts zu bemerken. Diese Theile erscheinen nur heller, weil die tingirbaren Bestandtheile des Kernsaftes aus denselben zurückgezogen wurden. — Das starke Convergiren der polaren Enden der secundären Segmente bei ihrer Annäherung an die Spindelfasern hat, wie schon früher erwähnt wurde, bei Fritillaria ein strahliges Auseinanderspreizen der äquatorialen Enden dieser Segmente zur Folge. Dadurch gewinnt die ganze Theilungsfigur an Breite und erhalten die Tochterkernanlagen Sternform

1) Nouv. rech. p. 335.

(Taf. II, Fig. 10). Auch das nächste Stadium (Fig. 11) zeigt uns noch den die beiden Tochterkernanlagen trennenden äquatorialen Raum, inhaltsarm und farblos. Die Spindelfasern sind als primäre Verbindungsfäden, wie ich diese Verbindungsfäden zum Unterschied von den später hinzukommenden nennen möchte, jetzt leicht durch diesen Raum zu verfolgen, eine annähernde Zählung derselben lässt sich vornehmen und auch vielfach feststellen, dass je ein Verbindungsfaden zwei gegenüberliegende Schwestersegmente verbindet, dieselben somit auch in entgegengesetzter Richtung geleitet hat. Die tingirten Bestandtheile des Kernsaftes werden immer noch zwischen den secundären Segmenten festgehalten, die Spindelpole sind auf diesem Entwicklungszustande nicht mehr nachzuweisen. Die secundären Segmente krümmen sich nunmehr derart an der Polseite ein, dass ihre Schenkel annähernd gleich lang werden, gleichzeitig beginnen diese Schenkel sich wellig hin und her zu biegen. Das hat ein Kürzerwerden der beiden Anlagen und demgemäss auch deren weitere Entfernung von einander zur Folge. Gleichzeitig nehmen die primären Verbindungsfäden an Dicke zu. Diese ihre Dickenzunahme ist augenscheinlich dadurch veranlasst, dass sie ihre polaren Enden einziehen und sich in demselben Maasse verkürzen (Fig. 12, 13). — Während des Auseinanderweichens der secundären Segmente drängt von den Seiten und den Polen aus Cytoplasma zwischen dieselben ein. Während der Contraction der Tochterkernanlagen bemerkt man zugleich, wie die tingirbaren Bestandtheile des Kernsaftes zwischen die Verbindungsfäden treten und sich mit dem eingedrungenen Cytoplasma zugleich, weiter gegen die helle und noch inhaltsarme Aequatorialebene bewegen (Taf. II, Fig. 12, 13, 15). Gleichzeitig differenzirt sich das vordringende Cytoplasma in secundäre Verbindungsfäden. Der nicht tingirte äquatoriale

Abschnitt wird aber zusehends schmäler. Inzwischen haben die secundären Segmente auch ihre äquatorialen Enden eingekrümmt (Fig. 14) und es ist von dem umgebenden Cytoplasma aus die Kernwandung um dieselben gebildet worden (Fig. 15). Wie früher schon, musste ich auch jetzt constatiren, dass die Kernfäden zur Zeit, wo die Kernwand auftritt, dicht zusammentreten. Die Enden der Spindelfasern werden, wie eben schon gesagt wurde, zuvor zwischen den Segmenten hervorgezogen, so dass thatsächlich nur diese in die Kernanlage eingehen. Sollten nun die Spindelfasern aus Kernsubstanz hervorgegangen sein, so wäre diese ihre vorsorgliche Entfernung aus den Kernanlagen zum mindesten eigenthümlich. Ich habe schon früher darauf hingewiesen, dass die Spindelfasern bei der Kerntheilung dem Cytoplasma zufallen, und diese Thatsache ist von verschiedenen Seiten, so auch von Flemming, anerkannt worden. Flemming meint freilich, daraus dürfe nicht der Schluss gezogen werden, die Spindelfasern seien auch aus dem Cytoplasma hervorgegangen; es könnte das sehr wohl der Weg sein, auf welchem dem Zellplasma geformte Bestandtheile und mit diesen zugleich erbliche Prädispositionen vom Zellkern übertragen würden, damit die gesammte Zelle der Einflüsse der Vererbung theilhaftig werde [1]). Auch Zacharias meint, es sei „in keiner Weise einzusehen, in wiefern es wahrscheinlich ist, dass die Verbindungsfäden auch aus derjenigen Substanz entstehen, in welcher sie sich schliesslich vertheilen [2]). — Ich gebe gern zu, dass die Abgabe der Spindelfasern an das Cytoplasma kein zwingender Grund für deren cytoplasmatischen Ursprung ist, meine aber auch jetzt noch, dass sie denselben stützt. Es müsste doch

1) Neue Beiträge p. 435, 436.
2) Bot. Zeitung 1888 p. 38.

in der That befremden, dass auch die Enden der Spindelfasern aus den Tochterkernanlagen entfernt werden, falls sie zur Kernsubstanz gehörten. Auf Grund aller meiner Erfahrungen möchte ich auch heute noch annehmen, dass keine organisirten Bestandtheile des Zellkerns an das Cytoplasma abgegeben werden und dass die organisirten Bestandtheile von Cytoplasma und Karyoplasma somit dauernd geschieden bleiben. Eigenthümlich ist es, dass Zacharias, der sich so sehr bemüht, den Zellkern während der Prophasen im Clausur zu halten, sich so leicht entschliesst, einen grossen Theil seiner Substanz während der Anaphasen zu opfern. Dass auf solchem Wege das Zellplasma der Einflüsse der Vererbung theilhaftig werden sollte, lässt sich aber aus dem Grunde schon nicht annehmen, als es viele niedere Organismen giebt, bei welchen der Zellkern in der That zeitlebens gegen das Cytoplasma abgeschlossen bleibt und sicher bei der Theilung keine organisirten Bestandtheile an dasselbe abgiebt. — Während ich aber der Ansicht bin, dass organisirte Bestandtheile des Zellkerns dem Zellplasma nicht zugetheilt werden, nehme ich dies für Substanzen des Kernsaftes und der Kernkörperchen an, die aber unorganisirte Producte der Kernthätigkeit sind, die, meiner Auffassung nach, dauernd, auch von dem ruhenden Zellkern, dem Zellplasma zugeführt werden. Kernsaft und Nucleolarsubstanz bleiben freilich zunächst auch aus der Kernanlage ausgeschlossen, da diese ohne Lumen angelegt wird, sie sammeln sich aber, aller Wahrscheinlichkeit nach, alsbald wieder in derselben. Zunächst haben aber der Kernsaft und die Nucleolarsubstanz noch eine andere Function im Zelltheilungsvorgang zu vollziehen, und so sehen wir denn dieselben auch bei Fritillaria zwischen den Spindelfasern verbleiben, während die Kernanlagen mit Wandung abgeschlossen werden. Die tingirbaren Bestandtheile

des Kernsaftes nähern sich immer mehr dem Aequator und zugleich werden die primären Verbindungsfäden in ihrem äquatorialen Theile nicht unmerklich dicker als an ihren den Tochterkernen zugekehrten Enden. Es folgt bald ein Augenblick, wo die tingirbaren Bestandtheile des Kernsaftes die Aequatorialebene erreichen und der gesammte von den Verbindungsfäden eingenommene Raum gleichmässig von denselben gefärbt erscheint. In dem gleichen Augenblicke aber wo dies geschehen, in keinem Falle früher, treten in den primären, wie den secundären Verbindungsfäden äquatoriale Knötchen auf und bilden die Zellplatte. Die Anlage derselben beginnt oft deutlich in den centralen Theilen des Fadencomplexes, um sich rasch bis an den Rand desselben zu verbreiten (Fig. 16). Es unterliegt nicht dem geringsten Zweifel, dass es sich bei der Bildung der Zellplatten-Elemente um äquatoriale Anschwellungen der Verbindungsfäden und nicht etwa um zwischengelagerte Körnchen handelt. Diese Elemente der Zellplatte will ich hier weiter als Dermatosomen bezeichnen, eine Benennung, die freilich bereits in einem andern Sinne von Wiesner[1]) gebraucht worden ist. Bald nachdem an unserem Objecte die Bildung der Zellplatte erfolgt ist, sieht man den Complex der Verbindungsfäden sich innerhalb der Aequatorialzone vorwölben, während gleichzeitig die tingirbaren Bestandtheile des Kernsaftes von den Tochterkernen hinweg auf den äquatorialen Abschnitt der Verbindungsfäden sich concentriren (Taf. II, Fig. 17). Dieser Abschnitt weist bald allein tingirbare Substanz zwischen den Verbindungsfäden auf. Die Dicke der primären und secundären Verbindungsfäden innerhalb des äquatorialen Abschnitts hat

1) Untersuchungen über die Organisation der vegetabilischen Zellhaut. Sitzber. der Wiener Acad. d. Wiss. Bd. XCIII p. 29, 1886.

sich inzwischen ausgeglichen, und die Zellplatte erscheint nunmehr sehr gleichmässig entwickelt (Fig. 17). Während sich der Complex der Verbindungsfäden seitlich weiter ausbreitet, ziehen sich die Verbindungsfäden von den Tochterkernen ganz zurück und erscheinen von diesen durch ein mit körnigem Cytoplasma erfüllten Zwischenraum getrennt (Fig. 18). Die Zahl der Verbindungsfäden nimmt gleichzeitig zu, doch werden die neuen nur in der Aequatorialzone hinzugefügt (Fig. 18). Eine Vermehrung der vorhandenen Verbindungsfäden durch Längstheilung findet nicht statt; die neuen entstehen selbstständig am Rande des Complexes und bilden gleich nach ihrer Anlage, durch locale Anschwellung, auch neue Elemente der Zellplatte aus. Nunmehr verschmelzen die centralen Dermatosomen der Zellplatte mit einander zu einer Membran. Beiderseits der jüngeren Membran bildet sich eine protoplasmatische Hautschicht aus; ist dies aber geschehen, so geben die Verbindungsfäden dort ihre Structur auf; das Plasma aber, das sie bildete, dient am Rande des Complexes zur Anlage neuer Verbindungsfäden. Dieses Plasma nimmt auch die tingirbare Substanz mit, die sich zwischen den Verbindungsfäden befand, und die sich denn auch zwischen den neu angelegten Verbindungsfäden wieder einfindet. Die Hautschicht zu den beiden Seiten der bereits fertig gestellten Membran hängt dann nur noch durch einzelne dickere Plasmastränge mit der Plasmaschicht an den Tochterkernen zusammen. Während diese Vorgänge sich zwischen den beiden Tochterkernen abspielen, ist das seitlich an den Complex der Verbindungsfäden grenzende Cytoplasma bis auf eine dünne Schicht verbraucht worden. Diese Schicht bleibt auch weiterhin erhalten und bildet einen ganz ähnlichen Verbindungsschlauch wie bei Spirogyra. Dieser Verbindungsschlauch schliesst hier freilich, zum Unterschied von

Spirogyra, die membranbildenden Elemente in seinem Innern ein. Er setzt an die Plasmamassen an, welche die beiden Tochterkerne umgeben (Fig. 19), und wird als selbständiges Gebilde besonders kenntlich, nachdem fast alles in seinem Innern befindliche Cytoplasma sich zur Bildung der Verbindungsfäden auf die äquatoriale Zone zurückgezogen hat. Ein solcher Verbindungsschlauch zeigt nunmehr linsenförmige Gestalt (Fig. 21) und stimmt auch in dieser Beziehung mit dem Verbindungsschlauch der Spirogyren so sehr überein, dass die Annahme nahe gelegt wird, dass er ähnlichen Ursachen seine Gestaltung verdanke. Es mögen denn auch hier gewisse osmotisch wirksame Stoffe des Kernsaftes sein, welche, zwischen den Verbindungsfäden festgehalten, zu einer tonnenförmigen Anschwellung des Complexes führen, ein Auseinanderweichen der Verbindungsfäden veranlassen und die Einschaltung neuer Verbindungsfäden erleichtern, die weiterhin eine fortdauernde Ausdehnung des Verbindungsschlauches bewirken und der fortwachsenden Zellplatte den Weg bahnen. Der Verbindungsschlauch erhält zugleich die beiden Schwesterkerne in ihrer gegenseitigen Lage innerhalb des Zelllumens. Bei unserer Fritillaria werden die beiden Schwesterkerne während der seitlichen Ausdehnung des Verbindungsschlauches nur wenig einander genähert (Fig. 16 bis 22), während dies in andern Fällen, wie wir weiter sehen werden, in auffallendem Maasse geschehen kann. Ein solcher individualisirter Verbindungsschlauch, wie der eben geschilderte, kommt aber nur in Zellen mit einem Zelllumen, das von der Scheidewand durchsetzt werden muss, zur Ausbildung. In solchen Zellen, die vom Cytoplasma ganz erfüllt sind, bleibt naturgemäss die Ausbildung eines nach aussen abgegrenzten Verbindungsschlauches aus, derselbe zeichnet sich nur mit einer inneren Abgrenzung gegen den Verbindungsfäden-Complex. Denn der

individualisirte Verbindungsschlauch stellt ja überhaupt nur das auf eine dünne Schicht reducirte, die Theilungsfigur umgebende Zellplasma vor. Demgemäss tritt er auch um so ausgeprägter in die Erscheinung, je weniger protoplasmatischen Inhalt die Zelle führt. So zeigt er sich sehr scharf markirt in der Figur 21 unserer Tafel II, die einer etwas älteren Endospermanlage von Fritillaria entnommen ist. — Nachdem sich die Verbindungsfäden von den centralen, bereits fertig gestellten Membrantheilen zurückgezogen haben, bilden die noch in Thätigkeit befindlichen einen randständigen Ring. Dieser Ring enthält jetzt allein den tingirbaren Bestandtheil des Kernsaftes und tritt daher bei entsprechend gefärbten Präparaten scharf hervor. Auf das Zustandekommen eines solchen Ringes hat Went vor Kurzem schon hingewiesen [1]) und richtige Abbildungen von demselben entworfen [2]). Dieser Ring fällt besonders, wie schon Went hervorhebt, in polarer Ansicht auf. So ist er in unserer Figur 20, Tafel II zu sehen, zu welcher bemerkt werden muss, dass sie bei verschiedenen Einstellungen entworfen wurden. Sie führt zunächst den oberen Zellkern des Paares und zwar in der Polfeld-Ansicht vor; die von diesem Zellkern ausgehenden Cytoplasmafäden sind bei einer mittleren Einstellung desselben aufgenommen; der äquatoriale Ring der Verbindungsfäden ist von seinem Ursprung an bis zur Aequatorialebene gezeichnet und die Cytoplasmafäden angegeben, die ihn mit dem Wandbeleg der Zelle verbinden. — Wo der Verbindungsschlauch bis an die Mutterzellwand gelangt ist, setzt die Scheidewand alsbald an letztere an, worauf die Verbindungsfäden dort schwinden

1) Beobachtungen über Kern- und Zelltheilung, Ber. d. Deut. bot. Gesell. 1887 p. 254.

2) l. c. Taf. XI, Fig. 16 bis 18.

(Fig. 21) [1]). Die anderen Ränder der Zellplatte wachsen aber noch fort, bis dass die Mutterzellwand allseitig erreicht ist (Fig. 21, 22). Alsdann ist von den Verbindungsfäden nichts mehr zu sehen (Fig. 22) und der Verbindungsschlauch löst sich in einzelne Stränge auf.

Bei der freien Kerntheilung im protoplasmatischen Wandbeleg der Embryosäcke von Fritillaria imperialis kommt es wohl meist bis zur Ausbildung der Zellplatte in den Verbindungsfäden, nicht aber zur Umwandlung derselben in Membran. Ist eine Membran erzeugt worden, so ziehen sich die Verbindungsfäden doch nur äusserst selten von derselben zurück, und niemals ist ein weiteres Wachsthum an den Rändern der Zellplatten zu beobachten. Ein Wandern von tingirbarer Substanz nach der Aequatorialebene vor Anlage der Zellplatte ist auch hier zu constatiren, und eben so eine mehr oder weniger starke Anschwellung des Complexes der Verbindungsfäden. Schliesslich werden die Verbindungsfäden, die Zellplatte und auch die Membran, wo eine solche erzeugt wurde, wieder rückgebildet.

Ein trotz seiner geringen Grösse relativ sehr günstiges Object für die Sicherstellung der Thatsachen, dass die Elemente der Zellplatte durch Anschwellung der Verbindungsfäden gebildet werden, bietet das Endosperm von Sambucus nigra (Taf. II, Fig. 38); nur gilt es, entsprechend starke Vergrösserungen anzuwenden. Die Verbindungsfäden sind hier im Verhältniss dick, scharf gezeichnet und nicht allzu dicht aneinander gedrängt, was die Beobachtung erleichtert. Auf die Ansammlung tingirbarer Substanz in der Aequatorial-

---

1) Die Figuren 21 und 22 sind einer etwas älteren Endospermanlage entnommen.

ebene zwischen den Verbindungsfäden hat hier bereits Went hingewiesen [1]).

Eine Färbung der zwischen den Verbindungsfäden an der Zellplatte angesammelten Substanz mit Safranin, ist Went auch in den Wandbelegen der Embryosäcke von Leucojum aestivum, von Dictamnus albus, Viola tricolor und Prunus Padus, so auch im Endosperm von Allium odorum gelungen. Auch sah er diese tingirbare Substanz sich in allen diesen Fällen von den beiden Tochterkernen aus der Aequatorialebene nähern [2]). Ich selbst konnte die nämlichen Beobachtungen ausser bei den genannten Pflanzen auch noch im Wandbeleg der Embryosäcke von Helleborus foetidus anstellen.

Wir haben eben im Endosperm von Fritillaria gesehen, dass während des Auseinanderweichens der Tochtersegmente in dem zunächst darauf folgenden Stadium der äquatoriale Abschnitt der Figur besonders substanzarm erscheint. Diesen durch unsere Figuren 12 bis 16 vergegenwärtigten Zuständen bei Fritillaria entsprechen aber unsere Figuren 48 bis 50 aus dem Wandbeleg der Embryosäcke von Leucojum aestivum, welche die Verbindungsfäden im Aequator durchbrochen zeigen. Die relative Substanzarmuth innerhalb des äquatorialen Abschnittes begünstigt eben in diesem Stadium die Zerstörung der Structur beim Härten.

Die für das Endosperm von Fritillaria geschilderten Vorgänge, die im Resultat zur Bildung einer Scheidewand in den Mutterzellen führen, sind für die mit Lumen versehenen Pflanzenzellen als typische anzusehen. Berthold's entgegengesetzten Behauptungen [3]) muss ich eben die posi-

1) Ber. d. Deut. bot. Gesell. 1887 p. 257.
2) Ebendas.
3) l. c. p. 206 ff.

tiven Resultate meiner Beobachtungen entgegenhalten. Da entsprechende Abbildungen in Berthold's Buche fehlen, so fällt für mich auch ein volles Mittel der Orientirung über seine Angaben hinweg. — Hingegen wird der Vergleich der drei in Flemming's letzter Arbeit für Fritillaria imperialis publicirten Figuren mit den entsprechenden Entwicklungszuständen auf meiner Tafel lehren, dass Flemming nicht anders als wie ich gesehen hat. Nur Flemming's Bemerkung, dass zu der Zahl der aus den Spindelfasern hervorgegangenen Verbindungsfäden neue aus dem Zellplasma wahrscheinlich nicht hinzukämen [2]), kann ich nicht beipflichten. Eine solche Zunahme der Zahl der Verbindungsfäden wäre Flemming auch, falls ihm noch ältere Zustände, als wie die dargestellten, vorgelegen hätten, sicher aufgefallen.

Während bei Fritillaria eine Annäherung der Schwesterkerne während der Ausbreitung des Verbindungsschlauches nur unmerklich erfolgt, werden in der Embryoanlage von Hyacinthus orientalis die Schwesterkerne einander nicht unbedeutend genähert (Taf. II, Fig. 24, Taf. III, Fig. 25 bis 27) [3]). Besonders auffällig pflegt aber dieses Verhalten in substanzarmen Zellen zu werden, wenn ihr Durchmesser ausserdem das Vielfache des Kerndurchmessers beträgt. Einen solchen Fall führt meine Figur 29, Taf. II, aus dem Mark des Blüthenstiels von Lilium bulbiferum vor. Die Zellkerne dieser Zellen sind nur noch von geringen Cytoplasmamassen umgeben und auf feinen Fäden im Zelllumen suspendirt. In der zur Darstellung gewählten Zelle ist der Theilungs-

---

1) Neue Beiträge, Taf. XXV, Fig. 52—54.

2) l. c. p. 420.

3) Vergl. auch Went l. c. p. 257.

vorgang bereits ziemlich weit fortgeschritten, der Verbindungsschlauch hat sich bedeutend abgeflacht und die Schwesterkerne sind hierdurch einander so genähert worden, dass sie der jungen Scheidewand anliegen. Das ist die Ursache des nicht eben selten zu beobachtenden Contactes der Zellkerne mit der zuletzt angelegten Scheidewand; nothwendig ist aber dieser Contact nicht. Einen noch extremeren Fall, als der vorliegende, der aber in Gewebszellen häufig genug vorkommt, habe ich in meinem Zellenbuche [1]) für die Kernanlage von Phaseolus multiflorus beschrieben. Die Kerne jener Zellen sind relativ klein und wandständig.

In den Pollenmutterzellen von Lilium bulbiferum wandert, während die secundären Segmente des Mutterkerns auseinanderweichen, das umgebende Cytoplasma ebenfalls zwischen diese von den Seiten und den Polen aus ein. Das Einwandern erfolgt hier rascher wie in dem geschilderten Falle von Fritillaria, so dass ein substanzarmer äquatorialer Abschnitt in der Theilungsfigur gar nicht in die Erscheinung tritt. Das einwandernde feinkörnige Cytoplasma verdeckt hier daher auch mehr oder weniger die als primäre Verbindungsfäden zurückbleibenden Spindelfasern, die nichts desto weniger in guten Präparaten unschwer zu unterscheiden sind. So haben denn Guignard [2]) und ich diese primären Verbindungsfäden in übereinstimmender Weise abgebildet. Nach Behandlung mit Salzsäure treten dieselben, was auch Guignard hervorhebt [4]), besonders deutlich vor. Zwischen den primären Verbindungsfäden, deren Zahl ja

1) III. Aufl., Taf. VIII, Fig. 25 bis 35. Text p. 107.

2) Nouvelles recherches Taf. 18, Fig. 69.

3) Controversen Taf. II, Fig. 24. Die Spindelfasern sind in der Lithographie zu blass dargestellt.

4) l. c. p. 352, 353.

nur zwölf beträgt und die ziemlich weit auseinander stehen, werden aus dem eingedrungenen Cytoplasma secundäre gebildet, worauf die Elemente der Zellplatte in diesen Verbindungsfäden entstehen. Die Bildung der Zellplatte schreitet deutlich von der Mitte gegen die Ränder hin fort. Die an die Tochterkernanlagen anschliessenden Theile der Verbindungsfäden werden eingezogen, so dass der linsenförmige Complex nur noch einen äquatorialen Abschnitt in der Zelle einnimmt. Neue Verbindungsfäden treten am Rande dieses Complexes hinzu, bis dass der ganze Querschnitt der Zelle durchsetzt ist. Die seitliche Ausdehnung des Complexes dürfte auch hier durch ähnliche Ursachen wie bei Fritillaria veranlasst werden, wenn es hier auch nicht zu einer so scharfen Abgrenzung des Complexes gegen das Cytoplasma wie in mit Lumen versehenen Zellen kommen kann. Da ein invidualisirter Verbindungsschlauch hier demgemäss auch nicht die Schwesterkerne verbindet, so kann er auch nicht eine Annäherung derselben an die junge Scheidewand veranlassen. Diese Annäherung unterbleibt denn hier, so wie in anderen diesen entsprechenden Fällen. Die Bildung der Membran aus der Zellplatte schreitet, wie die Anlage jener, von der Mitte gegen die Peripherie fort.

Die Zahl der Spindelfasern beträgt bei Lilium, wie wir gesehen haben, zwölf, und dem entsprechend ist auch die Zahl der primären Verbindungsfäden während des Auseinanderweichens der secundären Segmente. Weiterhin wächst die Zahl der Verbindungsfäden, wie jedes gute Präparat zeigt, wohl auf Hunderte. Daher ist es auffällig, dass Zacharias, der doch auch Pollenmutterzellen untersucht hat, bemerken kann: „Unbegründet ist jedoch die Angabe Strasburger's, dass zu den der Spindel enstammenden Verbindungsfäden,

deren neue aus dem Zellplasma hinzugebildet werden sollen“ [1]).

Bemerkt sei zum Schlusse noch, dass die secundären Verbindungsfäden sich allen angewandten Reagentien gegenüber ebenso wie die primären, respective wie die Spindelfasern verhielten. Angestellt wurden die Versuche mit rauchender Salzsäure, mit verdauenden Flüssigkeiten, mit schwefelsaurem Kupfer, angesäuertem Blutlaugensalz mit Kochsalz und Soda, mit Kalilauge, Chlorzinkjodlösung und Eau de Javelle, endlich auch mit den verschiedensten Farbstoffen. Bei Eau de Javelle-Behandlung werden die Verbindungsfäden, so auch die Spindelfasern, zugleich mit dem umgebenden Cytoplasma aufgelöst und zeigen, falls sie zuvor mit Methylenblau tingirt worden sind, bei der Lösung auch die gleiche Verfärbung ins Röthliche wie das Cytoplasma. — In der Endospermanlage von Ornithogalum virens, vornehmlich aber von Allium odorum, wo ich die tingirbaren Bestandtheile des Kernsaftes oft in besonders dichten Massen an der Zellplatte angesammelt fand, sah ich dieselben dann, ähnlich wie die Kernkörperchen, der Eau de Javelle länger widerstehen. Bei Allium odorum konnte es sogar vor Anlage der Zellplatte vorkommen, dass solche Bestandtheile in einiger Entfernung von der Aequatorialebene erhalten blieben. Dann stellten sie eben besonders dichte Ansammlungen der sich gegen den Aequator bewegenden tingirbaren Substanz vor.

---

1) Bot. Ztg. 1888, p. 38.

XII. Entstehung der Membran.

Wir haben im vorigen Abschnitt schon constatirt, dass die Membran aus äquatorialen Verdickungen der Verbindungsfäden hervorgeht und dass tingirbare Bestandtheile des Kernsaftes bei der Membranbildung eine Rolle spielen. Wir wollen diese Vorgänge jetzt eingehender in's Auge fassen. Im Augenblick ihres Auftretens erscheinen die Dermatosomen als schwache Verdickung der Verbindungsfäden. Lässt man bestimmte Reagentien respective Farbstoffe auf solche Stadien einwirken, so stellt man fest, dass sich diese Verdickungen nicht anders als die Verbindungsfäden selbst verhalten. Allmählich nimmt die Grösse der Anschwellungen an den Fäden zu und es wächst ihr Lichtbrechungsvermögen. Dabei verändert sich zugleich ihr chemisches Verhalten, so werden sie im Besonderen resistenter gegen Eau de Javelle. Gewöhnlich erreicht die Anschwellung der Verbindungsfäden auch bei maximaler Entwicklung nur ein geringes Maass, worauf die Verschmelzung der Anschwellungen zu einer zusammenhängenden Scheidewand erfolgt. Es kann aber auch in Fällen, wo der Abstand der Verbindungsfäden relativ gross ist, ein nicht unbedeutendes Auswachsen der Dermatosomen stattfinden. Sie nehmen alsdann seitlich so weit zu, bis dass sie auf einander stossen. So habe ich es unter anderm in dem protoplasmatischen Wandbeleg der Embryosäcke von

Iris sibirica gefunden. Unter Umständen kann auch bei dichter Anordnung der Verbindungsfäden ein bedeutendes Anwachsen der Dermatosomen erfolgen, so beispielsweise häufig in der Endospermanlage von Allium odorum. Alsdann entsteht aus der Verschmelzung solcher Dermatosomen zunächst eine relativ dicke, stark lichtbrechende Platte, die sich in Membran verwandelt. Die Beobachtung bei entsprechend starker Vergrösserung, mit Anwendung der besten Objective, lehrt, dass es nicht etwa Anlagerung von Substanz an die Verbindungsfäden sei, welche deren Verdickung bedingt, sondern dass es sich wirklich um eine locale Anschwellung der ganzen Masse der Verbindungsfäden handelt. Diese Anschwellungen stossen auf einander, um zu verschmelzen. Letzterer Vorgang läuft, den an lebenden Objecten gemachten Erfahrungen nach, sehr rasch ab. — Allen diesen Angaben, die mir jegliche Möglichkeit der Täuschung auszuschliessen scheinen, hält Zacharias die an lebenden Zellen, vornehmlich der Wurzelhaare von Charen angestellten Beobachtungen entgegen, denen zu Folge „die Elemente der Zellplatte nichts anderes sind als Bestandtheile des den Mutterkernrest (meinen Complex der Verbindungsfäden) umgebenden Zellprotoplasmas, aus welchem sie in ersteren einwandern“. „Die Einwanderung direct zu beobachten“, ist Zacharias „allerdings bisher nicht gelungen“ [1]).

Ueber die Rolle, welche die tingirbaren Bestandtheile des Kernsaftes bei der Membranbildung spielen, wollen wir aber versuchen, uns noch weiter zu orientiren. Zunächst haben wir constatirt, dass die äquatorialen Verdickungen an den Verbindungsfäden erst auftreten, wenn die in Frage stehenden Bestandtheile des Kernsaftes die Aequatorialebene

1) Ueber Kern- und Zelltheilung. Bot. Ztg. 1888, p. 56.

erreichen. Das könnte die Vermuthung erwecken, Substanzen des Kernsaftes würden zur Ausbildung dieser Verdickungen gebraucht. Dagegen spricht aber der Umstand, dass die Verdickungen bei ihrer Anlage so ganz wie die Verbindungsfäden reagiren, somit allem Anschein nach aus der nämlichen Substanz bestehen. Es liegt daher wohl näher, anzunehmen, dass die betreffenden Substanzen des Kernsaftes die Dermatosomen etwa durchtränken und eine chemische Umwandlung derselben bedingen. Directe Beweise lassen sich freilich für diese Annahme nicht beibringen. Thatsache ist eben nur, dass Dermatosomen und tingirbare Bestandtheile des Kernsaftes beisammen sind dort wo Membran entsteht, und dass die Dermatosomen als Verdickungen der Verbindungsfäden auftreten. Aus den directen Beobachtungen scheint sich auch weiter zu ergeben, dass die Substanz der Verbindungsfäden wie auch des Kernsaftes bei Bildung der Scheidewand verbraucht wird. Dieses fällt besonders bei den mit Lumen versehenen Zellen auf, die einen Verbindungsschlauch ausbilden, der den Komplex der Verbindungsfäden einschliesst. Auch Went hat bereits darauf hingewiesen, dass bei andauerndem Wachsthum der Zellplatte die mit Safranin tingirbare Substanz fortwährend abnimmt [1]). Freilich ist dabei zu berücksichtigen, dass diese Substanz sich beim Wachsthum der Zellplatte auf eine immer grössere Kreislinie zu vertheilen hat und dass man nicht ermessen kann, wie viel von derselben etwa wieder den Tochterkernen zugeflossen ist. Also nur eine annähernde Schätzung giebt den Verbrauch von Substanz der Verbindungsfäden und des Kernsaftes bei der Membranbildung an. — Wie schon erwähnt wurde, schwinden die Elemente der Zellplatte bei ihrer Anlage in

---

1) l. c. p. 256.

Eau de Javelle zugleich mit den Verbindungsfäden. In dem Maasse, als ihr Lichtbrechungsvermögen wächst, werden sie in Eau de Javelle resistenter. Die junge Scheidewand bleibt nach Auflösung der Verbindungsfäden erhalten. Die directe Beobachtung der Einwirkung von Eau de Javelle auf Alcohol-Material bei stärkster Vergrösserung lehrt auf das Bestimmteste, dass die Membran aus der Verschmelzung der Dermatosomen direct entsteht und nicht etwa erst im Innern einer aus solcher Verschmelzung entstandenen Platte. Die Eau de Javelle ist neuerdings auch von Noll[1]) angewandt worden, um die Metamorphose nachzuweisen, welche die Cytoplasmalamellen erfahren, die in den Scheiteln von Bryopsis und Derbesia der Zellhaut als Verdickungsschichten apponirt worden. Dieselben resistiren der Eau de Javelle um so besser, je mehr sie den Cellulosecharakter bereits angenommen haben. Es handelt sich eben in beiden Fällen um identische Vorgänge. — Den Verdauungsflüssigkeiten widerstehen, wie ich an Alcohol-Material der Pollenmutterzellen von Lilium feststellte, die Dermatosomen ebenso wie die Verbindungsfäden. In rauchender Salzsäure nimmt das Lichtbrechungsvermögen der Zellplatte an denselben Objecten etwas ab, im übrigen verhält sie sich wiederum wie die Verbindungsfäden. So lange die Zellplatten-Elemente noch nicht verschmolzen sind, bleiben auch bei dieser Behandlung naturgemäss die Verbindungsfäden mit denselben verbunden; ist hingegen die Verschmelzung und Umwandlung der Zellplattenelemente in Zellhaut vollzogen, so tritt in den Pollenmutterzellen von Lilium der Zellleib der Schwesterzellen beiderseits von der jungen, in Falten sich legenden Membran zurück.

1) Experimentelle Untersuchungen über das Wachsthum der Zellmembran. Abhandl. d. Senkenb. naturf. Gesell. Bd. XV, p. 140.

Die Membran widersteht der rauchenden Salzsäure relativ lange und man gewinnt mit Hilfe derselben ausserordentlich instructive Bilder. Dies ist namentlich dort der Fall, wo der centrale Theil der Zellplatte sich in Zellhaut bereits verwandelt hat, während ihr Rand, im ganzen Umkreis oder eventuell nur noch an einer Seite, die Zellplattennatur bewahrt. Die beiden Schwesterzellen trennen sich alsdann so weit von einander nur, als die Umwandlung der Zellplatte in Zellhaut reicht, und man sieht mit voller Sicherheit letztere an ihrem Rande in die Elemente der Zellplatte übergehen. Es kann sich somit nicht etwa um die Ausscheidung von Cellulose innerhalb einer sich spaltenden Zellplatte handeln, die Zellplatte selbst wird zur Zellhaut. In dem Augenblick, wo dies geschieht, entsteht an den beiden Seiten derselben eine zusammenhängende Hautschicht, in der die eine kurze Weile noch unterscheidbaren Verbindungsfäden endigen. Bei andauernder Einwirkung einer ziemlich concentrirten Lösung von schwefelsaurem Kupfer auf das Alcoholmaterial der Pollenmutterzellen von Lilium erzielt man ebenso instructive Bilder wie mit Salzsäure. Wendet man hingegen statt der Salzsäure concentrirte Schwefelsäure oder Chlorzinkjodlösung an, so verquillt die junge Membran vollständig und dann hat es den Anschein, als wenn die Zellplatte sich in die Hautschichten der beiden auseinandertretenden Schwesterzellen fortsetzte. — Nur im Augenblick ihrer Entstehung lässt die junge Membran in den Lilium-Pollenmutterzellen bei der Salzsäure-Behandlung etwas von einer körnigen Structur erkennen, weiterhin erscheint sie ganz homogen. Dann gelingt es auch mit keinem Reagens mehr, Erscheinungen an ihr hervorzurufen, die eine Unterscheidung der Dermatosomen, aus den sie hervorging, noch zuliessen. Dieselben haben augenscheinlich bei ihrer Verschmelzung zur Membran ihre Selbst-

ständigkeit vollständig eingebüsst. — Mit Chlorzinkjodlösung erfolgt eine Blaufärbung der verquellenden jungen Membran in den Pollenmutterzellen von Lilium nicht, ebenso wenig der quellenden Mutterzellwände. Farbstoffe, welche die Spindelfasern tingiren, färben auch die Elemente der Zellplatte, die alsdann auch wohl dunkler tingirt vortritt. In Safraninpräparaten, die nach der Flemming'schen Methode gefärbt [1]) in Dammarlack aufbewahrt werden und welche die Kernfäden, die Nucleolen sowie auch den zwischen den Verbindungsfäden angesammelten Kernsaft scharf gefärbt, die Verbindungsfäden aber ungefärbt zeigen, sind auch die Zellplatten, sowie die aus denselben hervorgegangenen Scheidewände, und auch alle übrigen Zellwände farblos.

Die hier über Anlage der Scheidewände bei der Zelltheilung mitgetheilten Thatsachen scheinen mir bestimmt zu beweisen, dass die Zellwand aus Protoplasma entsteht, wie ich das im Anschluss an ältere Angaben von Pringsheim [2]) und Crüger [3]), sowie an neuere von de Bary [4]) und besonders von Schmitz [5]) in meinem Buche über Bau und Wachsthum der Zellhäute schon zu zeigen suchte. Auch Noll ist in seinen kürzlich publicirten sehr interessanten experimentellen Untersuchungen über das Wachsthum der Zellmembran zu dem Resultate der Cellulosebildung aus Protoplasmalamellen gelangt. Er zieht aber in Betracht, ob

---

1) Vergl. bot. Practicum II. Aufl., p. 574.

2) Untersuchungen über die Bildung der Pflanzenzelle 1854, p. 45, 69 u. a.

3) Westindische Fragmente IV. Zur Entwicklungsgeschichte der Zellwand. Bot. Ztg. 1855, p. 605.

4) Beiträge zur Morph. u. Phys. d. Pilze IV, 1881, p. 63.

5) Sitzber. der Niederrh. Gesell. f. Natur- und Heilkunde zu Bonn, 13. Juli und 6. Dec. 1880.

nicht bei der Wandverdickung, die zur Bildung einer neuen Celluloselamelle sich anschickende Protoplasmaschicht allmählich mit Kohlehydrat sich so überlade, dass diesem gegenüber die Protoplasmareactionen mehr und mehr zurücktreten. Die Eiweisskörper würden sich aus der noch weichen Kohlehydratschicht zurückziehen und das Kohlehydrat schliesslich allein übrig bleiben [1]). Andererseits erwägt Noll auch, ob die Grundmasse des zähflüssigen Protoplasmas nicht aus Kohlehydraten bestehe, welche innig mit einer Lösung durchdrungen ist, die den Stickstoff, den Schwefel, den Phosphor, kurz alle jene Elemente enthält, die sich in der groben Gesammtanalyse des Protoplasma vorfinden und in demselben chemisch gebunden gedacht werden. Die mikrochemisch specifischen Protoplasmareactionen könnten von solchen physikalisch innig gebundenen Stoffen herrühren. Die Bildung der Zellwand wäre dann durch ein Auswandern der gelösten Eiweissstoffe etc. aus der Grundsubstanz, also durch eine Entmischung, zu erklären" [2]). Wie andererseits die Bildung eines Kohlehydrats durch Spaltung eines Eiweisskörpers etwa vorzustellen sei, darauf haben Loew und Bokorny [3]) und neuerdings Palladin [4]) hingewiesen.

In meinem Zellenbuche bereits habe ich mich eingehend mit den Bildungsvorgängen befasst, die sich in den protoplasmatischen Wandbelegen der Embryosäcke bei Theilung derselben in zahlreiche Zellen abspielen. Gegen die Bezeichnung

1) l. c. p. 141.

2) l. c. p. 144.

3) Die chemische Kraftquelle im lebenden Protoplasma, II. Aufl. 1882, p. 29.

4) Bildung der organischen Säuren in den wachsenden Pflanzentheilen, Ber. d. Deut. bot. Gesell. 1887, p. 325.

dieser Vorgänge als „freie Zellbildung“ sind von Berthold[1]) und Zimmermann[2]) Bedenken geltend gemacht worden. Beide wünschen die genannte Bezeichnung auf solche Fälle beschränkt zu sehen, in welchen die neugebildeten Tochterzellen von Anfang an nicht im Gewebsverbande mit der Mutterzelle stehen. Ich habe gegen diesen Vorschlag nichts einzuwenden, nur müsste alsdann ein passender Name für diese Vorgänge, bei welchen die Scheidewände in grosser Zahl zwischen den Zellkernen und unabhängig von deren Theilung auftreten, gefunden werden. Die alte Bezeichnung Vielzellbildung, wenn auch nicht schön, lässt sich immerhin anwenden. Dass übrigens zwischen den Erscheinungen der simultanen Theilung des protoplasmatischen Wandbelegs in Embryosäcken und der gewöhnlichen Zweitheilung der Zellen kein principieller Unterschied besteht, und dass diese Vorgänge durch Uebergänge verbunden sind, darauf habe ich bereits früher hingewiesen[3]). Was uns hier auch nur beschäftigen soll, ist die Bildung der Scheidewände bei dieser Vielzellbildung. Dieselbe tritt erst ein, wenn der Embryosack sein Wachsthum vollendet hat. Zwischen den annähernd gleichmässig in dem protoplasmatischen Wandbeleg vertheilten Zellkernen bilden sich für gewöhnlich Strahlungen aus, welche die benachbarten Kerne mit einander verbinden. Diese Strahlungen können sehr reducirt sein, oder auch ganz fehlen. In gleichen Abständen zwischen den Kernen zeigen sich hierauf die Zellplatten, die auch hier aus denselben aneinander gereihten Dermatosomen, wie sie bei der Zelltheilung zu

1) Protoplasmamechanik p. 217.

2) Die Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle p. 161.

3) Zellbildung und Zelltheilung III. Aufl. p. 38, 353.

beobachten sind, bestehen. Wo Strahlensysteme zwischen den Kernen ausgebildet sind, nehmen die Zellplatten die Aequatorialebenen derselben ein [1]). Die Fäden der Strahlensysteme verhalten sich dann zu den Zellplatten wie sonst primäre Verbindungsfäden. Zwischen diesen primären Cytoplasmafäden, deren seitlicher Abstand meist ziemlich bedeutend ist, werden secundäre eingeschaltet und so ermöglicht, dass eine dichte Zellplatte entstehen kann. Die Dermatosomen werden auch hier durch Anschwellung sowohl der primären als auch der secundären Cytoplasmafäden erzeugt. Die secundären Fäden haben meist nur sehr geringe Länge, ja sie können in extremen Fällen auf die Ausdehnung der Dermatosomen reducirt sein. Dieser letzte Fall ist besonders instructiv, weil er Verhältnisse liefert, die unmittelbar an die Bildung neuer Zellhautlamellen bei Verdickung der Zellwände anschliessen. Denn auch dort entstehen, wie hier nur beiläufig bemerkt werde, die Zellhautlamellen aus einfachen Schichten aneinander gereihter Körnchen, welche denselben Werth und dieselbe Bedeutung wie die hier in Betracht kommenden Dermatosomen besitzen. Derartige Vorgänge habe ich seinerzeit bei verschiedenen Objecten beschrieben [2]); ich werde Gelegenheit nehmen, demnächst auf dieselben zurückzukommen. Wo Strahlensysteme zwischen den Zellkernen nicht differenzirt werden, entstehen ohne Betheiligung derselben die Zellplatten in gleichem Abstand zwischen den Zellkernen. Auch dann ist wiederum eine Ausbildung von kürzeren oder längeren Cytoplasmafäden für die Zellplatten

1) Vergl. die verschiedenen, den dicotylen Pflanzen entnommenen Beispiele in Zellbildung und Zelltheilung III. Aufl., p. 10 ff., 355 ff., Figuren Taf. I bis IV.

2) Vergl. vornehmlich p. 102 meines Zellhautbuches.

möglich, und habe ich als Beispiel für den letzten Fall Allium odorum seinerzeit beschrieben und abgebildet [1]). Bei Fritillaria imperialis sind die Fäden meist sehr undeutlich, scheinbar auf die Dermatosomen reducirt, und doch kann sie dieses Object unter Umständen auch sehr deutlich zeigen. So sieht man sie an dem inneren Rande der bereits fertig gestellten Scheidewände gleich nach erfolgter Zellbildung im Wandbeleg. Die Innenfläche des Wandbelegs hat alsdann noch nicht eine Zellhaut aufzuweisen, diese wird erst etwas später gebildet, nachdem die Zellen an Tiefe gewonnen haben. Um nun das bei dieser Tiefenzunahme sich nothwendig machende Wachsthum an der Innenkante der Scheidewände zu ermöglichen, bleiben dort die Zellplatten erhalten. In der Länge ihrer Fäden und ihrem sonstigen Bau stimmen diese Zellplatten, wie jetzt leicht festzustellen ist, mit denjenigen überein, die wir am Rande fortwachsender Scheidewände bei der Zelltheilung eingehend studirt haben. — Die Ausbildung von Strahlensystemen zwischen den Zellkernen vor Anlage der Zellplatten erleichtert jedenfalls die Zufuhr bestimmter Substanzen von den Zellkernen zu den Orten der Membranbildung. Diese Substanzen mögen sich zwischen den die Strahlensysteme bildenden Cytoplasmafäden in derselben Weise bewegen, wie sonst zwischen den Verbindungsfäden bei der Zelltheilung. Die Uebereinstimmung in der Bedeutung der Verbindungsfäden und der hier in Betracht kommenden Strahlungen scheint mir durch den Umstand gestützt, dass vielfach die in Verbindungsfäden eines letzten Theilungsschrittes und die in den Strahlensystemen erzeugten Scheidewände zugleich in die Vielzellbildung eingreifen. Solche Fälle hatte ich wiederholt Gelegenheit zu beobachten,

---

1) Zellbildung u. Zelltheilung, III. Aufl. Taf. IV, Fig. 109.

ein besonders prägnantes Beispiel findet sich in meinem Zellenbuche für Caltha palustris beschrieben und abgebildet[1]). Wo Strahlensysteme bei der Vielzellbildung um die Zellkerne nicht sichtbar werden, da ist auch anzunehmen, dass auch ohne Hilfe derselben die Betheiligung der Zellkerne an der Membranbildung möglich ist. — Dass bei der Vielzellbildung im Wandbelege der Embryosäcke auch eine grössere Anzahl von Kernen in gemeinsamen Räumen von den auftretenden Scheidewänden eingeschlossen werden kann, habe ich ebenfalls in meinem Zellenbuche schon gezeigt[2]). So ist es bei verschiedenen Corydalis-Arten. Die Scheidewandbildung erfolgt aber auch dort in gewohnter Weise und stets in gleicher Entfernung von benachbarten Zellkernen. Solche vielkernige Zellen werden schliesslich durch Verschmelzung ihrer Zellkerne einkernig.

In Uebereinstimmung mit der freien Ausbildung von Verbindungsfäden bei der Vielzellbildung in den protoplasmatischen Wandbelegen der Embryosäcke steht die Anlage ergänzender Complexe von Verbindungsfäden bei simultaner Viertheilung in Pollen- und Sporenmutterzellen. Wie das des Näheren von mir wiederholt schon geschildert wurde[3]), müssen in Pollen- und Sporenmutterzellen, falls die Scheidewandbildung nicht auf den ersten Theilungsschritt folgt, die Zellkerne der beiden Paare durch frei anzulegende Complexe von Verbindungsfäden verbunden werden. Die Kerne ordnen sich in solchen Fällen tetraëdrisch an und zu den zwei dem letzten Theilungsschritt entstammenden Complexen von Verbindungsfäden müssen noch vier hinzukommen. Das Zu-

1) III. Aufl. p. 22, Taf. II, Fig. 31.
2) p. 23 ff. 356.
3) Zellbil. u. Zellth. III. Aufl. p. 148 ff., 345.

sammenwirken der während der Kerntheilung angelegten und frei entstandenen Verbindungsfäden-Complexe ist hier somit constant gegeben. In den sechs Complexen gehen dann gleichzeitig aus den in übereinstimmender Weise angelegten Zellplatten die Scheidewände hervor.

Sehr instructiv für den protoplasmatischen Ursprung der Verbindungsfäden sind endlich auch die in den Sporenmutterzellen von Anthoceros und den Makrosporenmutterzellen von Isoëtes zu beobachtenden Vorgänge [1]). Alle sechs Complexe der Verbindungsfäden, welche bei der simultanen Viertheilung thätig sind, entstehen ohne Betheiligung der Kerntheilung. Dieselben Verbindungsfäden, die sonst zwischen den auseinanderweichenden Kernanlagen entstehen, werden zwischen den sich theilenden Chromatophoren ausgebildet und ähnlich wie sonst die zwischen den Schwesterkernen entstandenen ergänzt. Der sich nach vollendeter Viertheilung der Chromatophoren theilende Zellkern wird den Chromatophoren zugesellt, ohne die Verbindungsfäden zu vermehren.

Bei der Schilderung des Zelltheilungsvorgangs von Spirogyra habe ich bereits darauf hingewiesen, dass auch dort das Cytoplasma sich in Fäden differenzirt, die durch Anschwellung in mittlerer Länge die Zellplatten-Elemente bilden. Der Protoplasmaring an der Innenkante der fortwachsenden Scheidewand von Spirogyra ist also im Wesentlichen nichts anders als ein Ring von Verbindungsfäden an dem Rande einer in Bildung begriffenen Scheidewand der höher organisirten Pflanzen. Der Unterschied liegt darin, dass dieser Ring bei Spirogyra an der Mutterzellwand ausserhalb des Verbindungsschlauches, statt innerhalb desselben,

---

1) Vergl. Zellbil. u. Zellth. III. Aufl., p. 161 ff., 345 u. Taf. X, Fig. 143 bis 166.

wie dies bei höheren Pflanzen der Fall ist, sich befindet. Diese Einrichtung verlangt auch eine andere Zufuhr der zur Membranbildung nothwendigen Stoffe, soweit sie dem Zellkern entstammen, worauf ich im nächsten Abschnitt zurückkommen will. Während bei höher organisirten Pflanzen der Ring von Verbindungsfäden sich fortschreitend ausweiten muss, wird er bei Spirogyra verengt, bis dass er den Verbindungsschlauch schliesslich durchschnitten und seine Innenränder hat vereinigen können. Nicht andere Vorgänge als bei Spirogyra sind bei Cladophora und wohl auch bei vielen anderen Algen, mit ringförmig von aussen nach innen fortschreitender Scheidewandbildung, anzunehmen. Ob eine Streifung des Cytoplasma nach Art von Verbindungsfäden in allen diesen Fällen sich wird nachweisen lassen, bleibt dahingestellt; ein Fehlen der Streifung wird aber noch nicht ein Beweis für die Verschiedenheit der Vorgänge sein; denn wir sahen ja auch im Wandbelege der Embryosäcke, dass die Anlage der Zellplatte auf die Ausbildung der Dermatosomen beschränkt werden kann.

Weitere Untersuchungen werden auch erst zu zeigen haben, bis zu welchem Maasse die Scheidewandbildung bei niederen Gewächsen: bei Spaltpflanzen, Pilzen, Siphoneen, an die Vorgänge bei höheren Pflanzen anschliesst. Es wird darauf zu achten sein, ob auch dort die Scheidewände stets aus Dermatosomen oder anderweitig aus metamorphosirtem Zellplasma hervorgehen, und ob sie nicht etwa auch unter Umständen Ausscheidungsproducte des Zellplasma sein können. Das Verhältniss der Zellkerne, soweit solche vorhanden, zur Membranbildung wird man gleichzeitig zu berücksichtigen haben [1]).

1) Vergl. hierzu meine älteren Angaben in Zellbildung u. Zelltheilung III. Aufl. p. 214 ff. und W. Rothert, über Ent-

Bemerken möchte ich hier noch am Schluss, dass Zellplattenbildungen, ganz ähnlich den pflanzlichen, im Thierreich schon vor längerer Zeit bei der Theilung der Dicyemidenkeime von E. Van Beneden beobachtet worden sind[1]). Neuerdings hat sich Carnoy ausführlich mit denselben beschäftigt und auch die Literatur des Gegenstandes zusammengestellt[2]). Ich verweise auf diese Arbeit, ohne auf die Angaben derselben hier eingehen zu können.

---

wicklung der Sporangien bei den Pilzen aus der Familie der Saprolegniaceen, Sitzungsber. d. Krakauer Acad., math. nat. Cl. Bd. XVII, 1887, p. 1 und Bot. Centralblatt, Bd. XXXII, p. 322.

1) Recherches sur les Dicyémides 1876, p. 65. Extrait des Bulletins de l'Académie royale de Belgique, 2. sér. t. XLI, No. 6 et t. XLII No. 7.

2) La Cytodiérèse chez les Arthropodes, p. 372 ff., La Cytodiérèse de l'oeuf, p. 79.

XIII. Das Auftreten der Kernkörperchen in den Tochterkernen.

Ungefähr zu der Zeit, in welcher die tingirbaren Bestandtheile des Kernsaftes in der Endospermanlage von Fritillaria imperialis die Aequatorialebene des Complexes der Verbindungsfäden zwischen den Tochterkernanlagen erreichen, fängt in letzteren an, sich ein Lumen auszubilden (Taf. I, Fig. 16). Die Tochterkerne nehmen dann rasch an Grösse zu. Während der Zusammenhang der Verbindungsfäden mit den Tochterkernen sich löst, pflegen die Kernkörperchen aufzutreten. Sie tauchen in Contact mit den Kernfäden innerhalb des Kernsaftes auf (Fig. 18). Es ist öfters zu beobachten, dass die der Theilungsebene zugekehrte Zellkernhälfte in der Bildung der Nucleolen zunächst bevorzugt ist. Bei starker Safranintinction fällt es auch auf, dass zuvor schon zwischen den Windungen der Kernfäden an der Gegenpolseite der Kernsaft intensiver gefärbt erscheint. Ich habe dies in meinen Figuren 16 und 17, Taf. III durch entsprechende Schattenlegung angegeben. Es lässt sich daraus der Schluss ziehen, dass mit beginnender Ausbildung des Kernlumens ein Theil der Nucleolarsubstanz sich alsbald wieder in den Kernanlagen sammelt. Diese Annahme wird durch die weitere Beobachtung gestützt, dass mit Auftauchen der Nucleolen der Kernsaft an der Gegenpolseite seine Tinctionsfähigkeit einbüsst. Es

wird somit nur ein Theil der Nucleolarsubstanz der die Zellplatte bildenden Aequatorialebene zugeführt. Auch letztere Theile dürften schliesslich grösstentheils wieder den Kernen zufliessen, da, wie ich zuvor schon zu zeigen suchte, nur ein geringer Verbrauch von Nucleolarsubstanz während der Scheidewandbildung anzunehmen ist. — Bei genauer Berücksichtigung der Vertheilung und der Grösse der Nucleolen in den Schwesterkernen fällt eine nicht geringe Uebereinstimmung auf.

Diese Uebereinstimmung wird ganz besonders prägnant in den Zellkernen aus dem Wandbeleg der Embryosäcke von Hyacinthus orientalis. Dort tritt sie uns in zum Theil ganz überraschender Weise entgegen. Die Nucleolen tauchen an der Gegenpolseite der Kerne in nur geringer Entfernung von der Kernwandung auf und entsprechen sich, was Zahl, Grösse und Lage anbetrifft, oft vollständig in den Schwesterkernen. Ein Blick auf unsere Figuren 25 bis 27, Taf. III wird genügen, um dies zu beweisen. Diese Uebereinstimmung ist jedenfalls die Folge der vorausgehenden gleichmässigen Vertheilung der Nucleolarsubstanz zwischen den Verbindungsfäden. Sehr auffallend ist hier öfters auch die vorangehende Ansammlung der stark lichtbrechenden Nucleolarsubstanz an der Gegenpolseite (Fig. 24). Dieselbe überzieht dort gleichmässig die Kernwandung und ist verschwunden, wenn die Nucleolen auftreten. In allen meinen in Dammarlack aufbewahrten Safranin-Präparaten ist der gesammte Kernsaft auch nach Auflösung der Kernkörperchen ungefärbt und somit auch nicht die Ansammlung von tingirbarer Substanz an der Zellplatte nachzuweisen, demgemäss ist auch die stark lichtbrechende, an der Gegenpolseite der Schwesterkerne angesammelte Nucleolarsubstanz ungefärbt. Erst die geformten Nucleolen erscheinen mit rother Farbe. Andererseits giebt Went an, die „tingirbare Substanz“ in den Zellplatten von

Hyacinthus orientalis mit Fuchsin-Jodgrün roth, somit auch, wie ich hinzufügen kann, übereinstimmend mit der Nucleolar-Substanz gefärbt zu haben [1]). Möglich dass stärkere Ueberfärbung auch die Tinction der betreffenden Substanz mit Safranin ermöglichen würde.

Das Auftreten der Kernkörperchen an der Gegenpolseite der Tochterkerne ist aber durchaus nicht eine nothwendige und allgemeine Erscheinung. Die in den Tochterkernen gegebenen Verhältnisse können es sogar mit sich bringen, dass die Nucleolen näher der Polseite sich bilden. So fanden wir es im Extrem in den Tochterkernen der Pollenmutterzellen von Helleborus foetidus, wo das Kernkörperchen am Polfelde auftaucht und meist sogar in dasselbe rückt.

Während der Weiterentwicklung der Tochterkerne nimmt die Masse der Nucleolarsubstanz in denselben ganz allgemein zu; in zahlreichen Objecten sieht man die, zunächst in Mehrzahl angelegten Nucleolen schliesslich zu einem einzigen Kernkörperchen verschmelzen [2]).

Wir haben bereits zu zeigen gesucht, dass nur geringe Mengen von Nucleolarsubstanz bei der Membranbildung verbraucht werden. Dieses muss auch während der simultanen Theilung des Wandbeleges der Embryosäcke der Fall sein. Dem gemäss nimmt die Substanz der Nucleolen bei dieser Theilung nicht in nachweisbarem Maasse ab.

---

1) l. c. p. 257.

2) Vergl. z. B. die Figuren 119 und 140, Taf. II u. III aus dem Wandbeleg des Embryosackes von Galanthus nivalis in „Ueber den Theilungsvorgang der Zellkerne“.

XIV. Rolle des Kernsaftes und der Kernkörperchen.

Durch Auflösung der Kernkörperchen im Kernsafte kann letzterer gleichmässig tingirbar werden. Eine Sonderung der Nucleolarsubstanz vom Kernsafte findet aber nach Bedürfniss wieder statt. So stellten wir bei Fritillaria fest, dass die tingirbaren Bestandtheile des Kernsaftes während der Theilung zwischen die auseinander weichenden secundären Segmente mitgenommen werden und sich vornehmlich in den terminalen Abschnitten der Kernspindel sammeln, während der äquatoriale Abschnitt der Figur ungefärbt erscheint. Weiterhin haben wir eine fortschreitende Vertheilung der tingirbaren Substanz in dem gesammten Raum zwischen den Verbindungsfäden constatirt. Diese Substanz sammelte sich hierauf, an Tinctionsfähigkeit zunehmend, in der Aequatorialebene. Schliesslich zeigte sie sich auf den ringförmigen Complex der Verbindungsfäden eingeschränkt. Vom übrigen Kernsaft deutlich geschieden, konnte man die Nucleolarsubstanz sich dann wieder als stark lichtbrechende Masse an der Gegenpolseite der Tochterkerne sammeln sehen und in dem Maasse schwinden, als die Bildung neuer Kernkörperchen fortschritt. Die Nucleolarsubstanz ist, wie wir gesehen haben, an der Membranbildung betheiligt, der Kernsaft liefert, wie anzunehmen ist, osmotisch wirksame Stoffe, welche die seitliche Ausdehnung

des zwischen den Tochterkernanlagen gelegenen Raumes bewirken.

Durch den Nachweis, dass die Nucleolarsubstanz an der Membranbildung betheiligt ist, werden die Beziehungen aufgeklärt, die zwischen Membranbildung, respective Membranverdickung und dem Zellkern bestehen. G. Klebs[1]) stellte fest, dass nur die kernhaltigen Theilstücke von Zygnema-, Spirogyra-, Oedogonium-Zellen, sowie der Blattzellen von Funaria hygrometrica befähigt sind, sich mit einer neuen Zellmembran zu umgeben. Solche Theilstücke wurden durch Plasmolyse in 16 bis 25 % Zuckerlösungen erhalten, in welchen der Körper der in Betracht kommenden langen Zellen in zwei eventuell mehr Stücke sich durchschnürt. Nur die den Zellkern bergenden Stücke bilden eine neue Zellhaut, die anderen bleiben ohne Membran. Für Vaucheria stellten G. Klebs[2]) und Haberlandt[3]) fest, dass von den beim Zerschneiden der Schläuche ausgestossenen Plasmaballen nur solche lebensfähig sind und sich mit Zellhaut umgeben, die mindestens einen Zellkern besitzen. Freilich fand Haberlandt, dass auch kernhaltige Theilstücke unter Umständen membranlos bleiben, was vielleicht von dem Alter der betreffenden Kerne abhängig sein könnte[4]). Besonders beschäftigte sich aber Haberlandt mit der Lage des Zellkerns in der Zelle und fand, dass der Zellkern sich meist in

1) Tageblatt der Berl. Naturforschervers. 1886 p. 194; über den Einfluss des Kernes in der Zelle, Biol. Centralblatt Bd. XII, 1887, p. 161; Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle, Berichte d. Deut. bot. Gesell. 1887. p. 181.

2) Ber. d. Deut. Bot. Gesell. 1887, p. 182.

3) Ueber die Beziehungen zwischen Function und Lage des Zellkernes bei den Pflanzen. 1887, p. 90 ff.

4) Ebendas. p. 95.

grösserer oder geringerer Nähe derjenigen Stelle befindet, an welcher das Wachsthum am lebhaftesten vor sich geht oder am längsten andauert. Das gelte sowohl für das Wachsthum der ganzen Zelle als solcher, wie auch speciell für das Dicken- und Flächenwachsthum der Zellhaut. Ist mehr als eine Stelle im Wachsthum bevorzugt, so nehme der Kern eine solche, centrale Lage ein, dass er von den Orten ausgiebigsten Wachsthums ungefähr gleich weit entfernt sei. Zuweilen stellen Plasmastränge eine Verbindung der Kerne mit den Wachsthumsstätten auf kürzestem Wege her [1]). Welche Rolle dem Kern beim Wachsthum der Zelle, speciell ihrer Zellhaut, zukommt, will Haberlandt, wie er selbst schreibt [2]), nicht einmal andeuten. Ich hoffe, dass durch die hier niedergelegten Beobachtungen eine Erklärung dieser Rolle angebahnt ist.

Als auffallende, jetzt aber unschwer zu deutende Erscheinung ist die Anhäufung von Nucleolarsubstanz in den Kernen der protoplasmatischen Wandbelege der Embryosäcke hervorzuheben. Sie hängt eben damit zusammen, dass Membranbildung in diesen Wandbelegen zunächst nicht stattfindet oder doch nur auf ein sehr geringes Maass wieder rückgängig zu machender Vorgänge reducirt erscheint. Ist die Endospermbildung eingeleitet, so lässt sich alsbald, namentlich in etwas älteren Theilen des erzeugten Gewebes, wo die Zelltheilung seit längerer Zeit anhält, eine Abnahme der Nucleolarsubstanz in den Zellkernen mit Bestimmtheit feststellen.

In einem gewissen Widerspruch mit den anderen bei pflanzlicher Zelltheilung zu beobachtenden Thatsachen scheint das Verhalten von Spirogyra zu stehen, da der Verbindungs-

---

1) l. c. p. 99.
2) l. c. p. 100.

schlauch, der die werdenden Tochterkerne verbindet, gegen das Zelllumen abgeschlossen ist und auch abgeschlossen bleibt, wenn der vordringende Ring der Zellplatte auf denselben stösst. Hier muss eben angenommen werden, dass die Nucleolarsubstanz auf anderem Wege der werdenden Scheidewand zugeführt wird. Dieser Weg wird durch die Fäden bestimmt, auf welchen der sich theilende Zellkern suspendirt ist. Diese Fäden setzen, wie wir wissen, an die Pyrenoide an, sehr bald stösst aber der vordringende Ring der Zellplatte auf einen Theil dieser Fäden und steht weiterhin mit denselben in Verbindung. Das Abschwellen des Zellkernes während der Anlage der Spindelfasern, wie es bei Spirogyra polytaeniata zu beobachten ist, haben wir aber bereits mit der Aufnahme bestimmter Substanzen der Kernhöhle in die Spindelfasern in Verbindung zu bringen gesucht. Von da aus mag die Substanz der zuvor gelösten Nucleolen ihren Weg weiter nach dem protoplasmatischen Wandbelege finden. Die bedeutende Grösse der Nucleolen, die entsprechend grosse Mengen von Nucleolarsubstanz liefern müssen, könnte als vortheilhafte Einrichtung bei solcher Uebertragung erscheinen. Von dem eigentlichen Kernsaft ist hingegen anzunehmen, dass er auch bei Spirogyra in der Theilungsfigur verbleibt und dass von ihm die osmotischen Wirkungen ausgehen, welche die Vergrösserung des Raumes zwischen den Tochterkernanlagen veranlassen.

Die bisherigen Angaben über die Function der Nucleolen gipfeln eigentlich in dem Satze, dass deren Thätigkeit unbekannt sei [1]). Die Hypothesen, die dessen ungeachtet über die Function dieses Gebildes aufgestellt wurden, hätte es

---

1) Zacharias, über den Nucleolus, Bot. Ztg. 1885, Sp. 294, vergl. dort die übrige Literatur.

wohl keinen Zweck mehr, hier zu besprechen. Von Interesse ist hingegen noch die von Zacharias[1]) sowohl als von Frank Schwarz[2]) übereinstimmend gemachte Angabe, dass mit zunehmendem Alter der Zellkerne die Nucleolen an Grösse abnehmen. Die Ergebnisse physiologischer Versuche, so beispielsweise derjenigen über den Einfluss der Verdunkelung auf die Nucleolen, sind noch zu widersprechend, um in diesem oder jenem Sinne verwerthet zu werden. Die hier angeführten Thatsachen über das Verhalten der Nucleolen bei der Zelltheilung dürften wohl Anknüpfungspunkte für weitere Fragestellung abgeben.

Die Resultate der Versuche werden sich freilich compliciren, wenn sich herausstellt, wie bereits anzunehmen ist, dass die Betheiligung der Nucleolen an der Membranbildung nicht die einzige Function dieser Gebilde ist. Es frägt sich zunächst überhaupt, ob die Nucleolen stets aus der nämlichen Substanz bestehen, ob nicht vielmehr verschiedene Producte der Kernthätigkeit in solcher Form innerhalb der Kernhöhle deponirt werden. Die Untersuchung secernirender Zellen würde sich in dieser Richtung vor Allem empfehlen.

An der Thatsache, dass die Nucleolarsubstanz an der Bildung pflanzlicher Membranen betheiligt ist, ändert der Umstand nichts, dass auch thierische Zellkerne ganz allgemein Nucleolen führen. Dort können dieselben an der Bildung von Cellulose nicht betheiligt sein, müssen somit in andere Vorgänge des Zellenlebens eingreifen. Wir haben eben berührt, dass auch bei Pflanzen noch andere Functionen, als die bei der Membranbildung sichtbar zu machenden, für Nucleolen anzunehmen seien, und manche dieser Func-

---

1) Ebendas. p. 290 ff.

2) Die morph. und chem. Zusammensetzung des Protoplasma p. 82.

tionen mögen sich im Thier- und Pflanzenreich decken. Flemming giebt ausdrücklich an, „dass es stoffliche Differenzen zwischen den Nucleolen im einzelnen Zellkern (Haupt- und Nebennucleolen), sowie auch in der Substanz der Hauptnucleolen selbst giebt", so „auch Differenzen zwischen den Nucleolen der Kerne verschiedener Zellenarten"[1]). E. Zacharias hat aus pflanzlichen Nucleolen verschiedene Substanzen, solche mit Eiweissreactionen und solche mit Plastinreactionen gewonnen[2]). Er hält es für wahrscheinlich und sogar in manchen Fällen für erwiesen, „dass Nucleolen verschiedenen Ursprungs chemische Unterschiede darbieten"[3]).

1) Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung p. 163.

2) Ueber den Nucleolus, Bot. Ztg. 1885, Sp. 273 und Bot. Ztg. 1888, Sp. 73.

3) Bot. Ztg. 1888, p. 90.

XV. Die Function der Zellkerne.

Die Vorgänge der Befruchtung lehren auf das Bestimmteste, dass die Zellkerne die Träger der erblichen Eigenschaften sind. Diese Beziehung ist aber nur ein Collectivbegriff für die ganze Summe von Thätigkeiten, die im Zellkern ihren Sitz haben und von demselben ausgehen. Unter den Begriff dieser Gesammtfunction fällt als Theilfunction die Rolle, welche der Zellkern im Stoffwechsel der Zelle spielt [1]). Für die Annahme einer activen Betheiligung an den Stoffwechselvorgängen waren bei Pflanzen bereits verschiedene Anhaltspunkte gegeben; im Vorliegenden ist aber, wie mir scheint, zum ersten Male die Beziehung eines bestimmten Elementes des Zellkerns zu einem bestimmten Vorgang des Zellenlebens erwiesen. Der Beweis ist durch directe Beobachtung der Vorgänge erbracht, die ursächlichen Beziehungen werden aber erst die physiologischen Versuche aufzuklären haben. Sichergestellt ist ja bereits auf letzterem Wege, dass Membranbildung um Theilstücke pflanzlicher Zellen nur bei Vorhandensein eines Zellkern möglich ist.

---

1) Vergl. auch Haberlandt, Ueber die Beziehungen zwischen Function und Lage des Zellkernes bei den Pflanzen p. 11.

Weitere Versuche werden auch auf das Verhalten der Nucleolen bei diesem Vorgang zu achten haben.

Gewisse Beobachtungen sprechen bereits dafür, dass die Zellkerne auch zu den Stärkebildnern und den Pyrenoiden in einer gewissen Beziehung stehen. Auf die erste dieser Beziehungen hat vornehmlich Schimper hingewiesen [1]). Dieselbe ist ganz besonders in solchen Pflanzentheilen zu erkennen, wo assimilirte Stoffe in Stärke umgewandelt werden. Die Chromatophoren zeigen sich dort um den Zellkern angehäuft. „Wird keine Stärke gebildet oder erreichen die Stärkekörner nicht zu grosse Dimensionen, so bleiben die Chromatophoren zeitlebens um den Zellkern angehäuft; werden die Stärkekörner dagegen sehr gross, die Chromatophoren sehr gedehnt und sehr reducirt, so geht der Einfluss des Zellkerns allmählich verloren und es tritt eine ganz regellose Vertheilung ein.“ Nach einer Angabe von A. Meyer [2]) scheinen sich die Chromatophoren in letzterem Falle nach Auflösung der Stärke wieder um den Zellkern zu lagern, so bei Orchis fusca und Adoxa moschatellina. Aus seinen Beobachtungen an Florideen glaubt Schimper [3]) mit Wahrscheinlichkeit annehmen zu können, dass in nicht assimilirenden Zellen der Zellkern das Material liefert, welches nachher von den Chromatophoren, oder, wie bei den Florideen, von dem Cytoplasma weiter verarbeitet und in Stärke, respective Florideenstärke umgewandelt wird. In sehr vielen Florideen, so z. B. bei Nitophyllum laceratum,

1) Vergl. vornehmlich „Untersuchungen über die Chlorophyllkörper und die ihnen homologen Gebilde“, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XVI p. 206.

2) Das Chlorophyllkorn in chemischer, morphologischer und biologischer Beziehung, p. 55.

3) l. c. p. 206.

bei Callithamnion-, Polysiphonia- und Chylocladia-Arten ist der Einfluss des Zellkerns auf die Stärkebildung gar nicht zu verkennen. Die in Mehrzahl innerhalb einer jeden Zelle vorhandenen Zellkerne sind wandständig und zwischen den Chromatophoren gleichmässig vertheilt. Die ersten Stärkekörner in ganz jungen Zellen entstehen ausschliesslich rings um den Zellkern, den sie allmählich mit einer dichten Schale umgeben, zeigen hingegen keine Beziehung zu den Chromatophoren. Schimper meint, es werde aus dem Zellkern ein Stoff ausgeschieden, den das Cytoplasma in Florideenstärke umwandelt. Später treten auch, nach Schimper's Ansicht, in Folge des begonnenen Assimilationsprocesses Stärkekörner um die Chromatophoren auf und zwar bleibt die Stärkebildung zuerst in der Nähe des Zellkerns reichlicher. Später tritt überall Stärke auf, während der Zellkern allem Anschein nach zur Stärkebildung dienende Stoffe zu liefern aufhört. Es liegt, meint Schimper, nun der Gedanke nahe, dass auch bei den höher organisirten Pflanzen in nicht assimilirenden, speciell nicht grünen Zellen, die Chromatophoren nach dem Zellkern geführt werden, um die von letzterem ausgeschiedenen Stoffe aufzunehmen und in Stärke umzuwandeln.

Nach den in dieser Arbeit niedergelegten Erfahrungen bin ich geneigt, anzunehmen, dass hier eine ganz ähnliche Beziehung des Zellkerns zu der Stärkebildung, wie wir sie zur Bildung des anderen Kohlehydrats, der Cellulose, fanden, vorliegt. Man gestatte mir die Hypothese auszusprechen, dass es auch hier die Substanz der Kernkörperchen sei, welche die Umwandlung von Cytoplasma in Florideenstärke, von Leucoplastensubstanz in Stärke ermöglicht. Die Uebereinstimmung zwischen Membran- und Stärkebildung ist zu gross, als dass nicht in beiden Fällen übereinstimmende Vor-

gänge angenommen werden müssten. Daher ich mich durch die Resultate dieser Arbeit nur in meiner früher ausgesprochenen Ansicht bestärkt fühle, dass die Stärkelamellen, wie die Membranlamellen der Zellhaut, durch einen Spaltungsprocess aus dem Protoplasma hervorgehen. Stärkebildnern zugeführte Kohlehydrate müssten somit erst zur Reconstruction des Protoplasma dienen, um zur Stärkebildung verwandt werden zu können. Dass Stärkebildung und Membranbildung in übereinstimmender Weise vor sich gehen müssen, nimmt auch Noll an [1]), und da ihm der Vorgang der Entstehung dieser Kohlehydrate durch Spaltung aus dem Protoplasma sehr complicirt erscheint, so sucht er auch für die Membranbildung nach einer einfacheren Lösung. Dass nun aber die Membran thatsächlich durch Umwandlung des Protoplasma entsteht, das scheinen mir die in dieser Arbeit niedergelegten Beobachtungen sicherzustellen.

Pringsheim hat zuerst darauf hingewiesen, dass die Aufhängefäden der Zellkerne bei Spirogyra an die Pyrenoide der Chlorophyllbänder ansetzen. Auch giebt er bereits an, dass unter Umständen ein Aufhängefaden an einer Ansatzstelle ein neues Pyrenoid bildet [2]). Ich habe im Laufe dieser Arbeit Gelegenheit gehabt, mich von der Richtigkeit auch der letzten Angabe auf das Bestimmteste zu überzeugen. Wo ein neuer Zweig eines Aufhängefadens an ein Chlorophyllband ansetzt, bildet sich sofort, seinem Ende entsprechend, ein kleines Pyrenoid aus, das an Grösse zunimmt und sich von einer Stärkehülle umkleidet. Es liegt hier wohl eine locale Ernährung des Chlorophyllbandes vom Zell-

---

1) l. c. p. 143.

2) Ueber Lichtwirkung und Chlorophyllfunction in der Pflanze. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XII, p. 304.

kern aus, in ähnlicher Weise wie sonst der Stärkebildner, vor. Diese Ernährung scheint weiterhin die Pyrenoide zu befähigen, ohne Betheiligung des Zellkerns Stärke zu erzeugen, denn G. Klebs hat festgestellt, dass auch kernlose Theilstücke plasmolysirter Spirogyren, die nicht befähigt sind, sich mit einer Zellhaut zu umgeben, grosse Mengen von Stärke zu bilden vermögen [1]). Er selbst wies darauf hin, dass hier die Pyrenoide eventuell den Einfluss des Kerns auf die Stärkebildung ersetzen [2]). Freilich entstehen in den Chlorophyllbändern der Spirogyra neue Pyrenoide sicher auch an Orten, die nicht in Contact mit einem Aufhängefaden stehen. Das stört die Vorstellung, als seien den Pyrenoiden vom Zellkern aus Stoffe zugeführt worden, die sie weiterhin zur selbständigen Stärkebildung befähigen, man müsste denn die Annahme gelten lassen, dass auch den von den Suspensionsstellen entfernten Orten die nöthigen Kernsubstanzen zugeleitet werden. Dieser Annahme kommen die vielen Protoplasmaströme zu statten, die stets in dem protoplasmatischen Wandbeleg der Spirogyren zu beobachten sind. Solche an das Ende der Suspensionsfäden ansetzenden Protoplasmaströme sind es ja auch, welche die Bildung neuer Zweige an diesen Fäden veranlassen.

Schmitz [3]) machte bereits auf die stoffliche Verwandtschaft von Pyrenoiden und Nucleolen aufmerksam. Nach Zacharias [4]) besteht in der That eine gewisse Aehnlichkeit im chemischen Verhalten dieser Gebilde. Näher noch

1) Ueber den Einfluss des Kernes in der Zelle, Biol. Centralblatt Bd. VII, 1887, p. 166.

2) Ebendas. p. 168.

3) Die Chromatophoren der Algen p. 54.

4) Ueber den Nucleolus. Bot. Ztg. 1885, Sp. 274.

als die Pyrenoide scheinen den Nucleolen, nach Zacharias, die Stärkebildner in den Epidermiszellen der Phanerogamen zu stehen [1]). Es wäre von hohem Interesse, festzustellen, ob auch Stärkebildner in kernlosen Zellstücken zur Stärkebildung befähigt sind.

Die Chlorophyllkörner scheinen in kernlosen Zellstücken keine Stärke bilden zu können. Das hat wenigstens der Versuch von G. Klebs für plasmolysirte Blattzellen von Funaria hygrometrica ergeben [2]). Hier dürfte somit eine fortdauernde Beeinflussung durch den Zellkern nothwendig sein. Dass die Bildung der Stärke im Uebrigen nicht anders in den Chloroplasten als in den Leucoplasten erfolgt, erscheint mir auch heut noch das Wahrscheinlichste. Ich möchte somit auch jetzt noch annehmen [3]), dass das bei der Kohlenstoffassimilation entstehende Product zunächst zur Regeneration des Protoplasma der Chloroplasten dient und aus letzteren erst durch Spaltung Stärke hervorgeht. Ich glaube, dass meine Ansicht, abgesehen von den sonstigen Uebereinstimmungen zwischen Leuco- und Chloroplasten, auch durch die Thatsache gestützt wird, dass die Chloroplasten, ganz wie die Leucoplasten, aus Zuckerlösungen Stärke zu bilden vermögen. Das zeigen die Versuche mit Blättern, die durch längere Verdunkelung von Stärke befreit, letztere in ihren Chlorophyllkörnern erzeugen, wenn sie auf Zuckerlösungen gelegt werden.

Die Betheiligung der Zellkerne an der Bildung von Kohlehydraten bei Pflanzen kann nach alledem als erwiesen gelten und zwar ist als wahrscheinlich anzunehmen, dass diese Be-

---

1) Ebendas. Sp. 275.

2) Biolog. Centralbl. Bd. VII, 1887, p. 167.

3) Ueber den Bau und das Wachsthum der Zellhäute p. 237.

theiligung durch die Substanz der Nucleolen vermittelt wird. Die Substanzen der letzteren, somit Proteinstoffe, sind es, welche der Zellkern für die in Betracht kommenden Processe liefert, und diese Proteinstoffe spielen irgend welche Rolle bei dem Spaltungsvorgang des Cytoplasma, der zur Erzeugung der Kohlehydrate führt.

Einer Zusammenstellung von Korschelt[1]) entnehme ich hier noch einige Daten über Vorstellungen, die sich auf thierischem Gebiete über Theilfunctionen der Zellkerne ausgebildet haben. Diese Angabe könnte eventuell Anknüpfungspunkte für Anstellung bestimmter Beobachtungen auch im Pflanzenreich abgeben. So wird von Korschelt[2]) geschildert, dass bei der Bildung des Chitins der s. g. Eistrahlen zweier Wasserwanzen (Nepa und Ranatra) die Kerne der zu Doppelzellen vereinigten Epithelzellen, welche je einen Strahl bilden, sich ganz ausserordentlich vergrössern, die ovale Gestalt aufgeben und pseudopodienartige Fortsätze erhalten. Diese Fortsätze beider Kerne sind auf einander zu gerichtet und umschliessen einen freien Raum, in welchem späterhin die Bildung des Chitins vor sich geht. So soll der Kern einen gewissen Einfluss auf die Abscheidung der chitinösen Substanz ausüben. Seine Fortsätze sind direct gegen den Ort der Abscheidung gerichtet und verschwinden wieder, wenn die Chitinbildung vollendet ist. Korschelt wies weiter darauf hin, dass Zellen mit secernirender Function

---

1) Ueber die Bedeutung des Kernes für die thierische Zelle, Naturwiss. Rundschau 1887, p. 409.

2) Zur Bildung der Eihüllen, Mikropylen etc. Nova Acta Bd. 51 Nr. 3 und „Ueber einige interressante Vorgänge bei der Bildung der Insecteneier. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 45, auch Naturwiss. Rundschau II, 252.

vielfach voluminöse und sogar verzweigte Kerne haben: so die Kerne der Speicheldrüsen von Insecten, die Kerne mancher Malpighi'schen Gefässe und vor allem die Kerne in den Speicheldrüsen der Insectenlarven. Auch die Hautdrüsen von Schildkröten haben verzweigte Kerne, die Drüsenzellen von Phronimella, eines Flohkrebses, die Nährzellen der Insecten. In allen diesen Fällen weisen die Kerne nicht von Anfang an den bedeutenden Umfang und die aussergewöhnliche Gestalt auf, nehmen dieselbe vielmehr erst an, wenn sie in die bestimmte Function treten. Stuhlmann weist darauf hin [1]), dass bei verschiedenen Käfern das umfangreiche Keimbläschen Fortsätze durch das ganze Ei entsendet und also wohl Antheil an der Thätigkeit der Zelle nimmt. Amöboide Bewegungen des Keimkerns zeugen für eine ähnliche Thätigkeit [2]). Das Keimbläschen ist, wie vielfach bei Insecten, im Eifollikel des Wasserscorpions (Nepa) umgeben von hellen Körnchen an der Follikelwand zu finden, an der Stelle der Neubildung von Eisubstanz. Zur Zeit der Bildung des Dotters und der Eischale liegen die Kerne des Follikelepithels der Insecten an der Innenfläche, das heisst der Oberfläche des Eies dicht an, später aber, wenn die Eischale ziemlich vollendet ist, ziehen sie sich nach der Mitte der Zelle zurück. — Der Kern nimmt also, meint Korschelt, sowohl an der abscheidenden als auch an der aufnehmenden Thätigkeit der Zelle Theil. Ueber die Art und Weise, in welcher der Ein-

---

1) Die Reifung d. Arthropodeneies, Ber. d. naturforschenden Gesellschaft in Freiburg i. Br., auch Naturwiss. Rundschau II, p. 211.

2) Weismann, Beiträge zur Kenntniss der ersten Entwicklungsvorgänge im thierischen Ei. Festschrift für Henle, 1887.

fluss des Kernes auf die Zelle geübt werde, lasse sich aber zur Zeit nichts sagen. Ob es nur eine Art Contactwirkung sei, oder ob eine Abgabe von Substanz stattfinde, müssten weitere Untersuchungen lehren.

In einem eben erschienenen Aufsatz von F. Hermann[1]) finde ich ebenfalls Angaben über Betheiligung der Zellkerne an der secretorischen Thätigkeit der Zellen. Die Beobachtungen wurden an einzelligen Drüsen, oder Becherzellen, des Mundepithels der Salamandralarve und am Drüsengewebe der Säugethiere angestellt und führten zu dem Resultate, dass die Kerne bei der Secretion eigenartige Veränderungen zeigen. Mit der Heranbildung des Kerns in der Zelle treten, um nur Eines zu erwähnen, Massen eines Stoffes in den Kernen auf, der in seiner Tinctionsfähigkeit der Nucleolarsubstanz ähnelt; in den Kernen sekretleerer Zellen ist aber dieser Stoff nicht mehr vorhanden.

Jedenfalls wird es sich empfehlen, auch bei Pflanzen auf das Verhalten der Zellkerne in secernirenden Zellen zu achten. Auf die oft bedeutende Grösse der Kerne in solchen Zellen weist bereits Haberlandt hin [2]).

Annehmen möchte ich aber, dass der Zellkern in allen Fällen nur ungeformte Bestandtheile an den Zellleib abgiebt. Die organisirten Bestandtheile desselben bleiben dauernd vom Zellleib abgeschlossen. Sie sind die Träger der specifischen Functionen und ihrer Thätigkeit entstammen auch die Producte, die dem Zellleib zugetheilt werden. Die minutiöse

1) Anatomischer Anzeiger, herausgeg. von Bardeleben, Jahrg. III, p. 58.

2) Ueber die Beziehungen zwischen Function und Lage des Zellkerns bei den Pflanzen p. 116.

Theilung welche sie erfahren, die durch eine gleichmässige Vertheilung der Substanz im Kernfaden vorbereitet und in der Längsspaltung desselben vollzogen wird, sichert allen Nachkommen des Keimkerns die specifischen Eigenschaften, die ihnen im Laufe der Entwicklung zukommen. Wie die Thätigkeit der Kernfäden überhaupt, im speciellen auch bei Entstehung der Kernproducte, zu deuten ist, darüber lassen sich nur Hypothesen aufstellen, die in dieser Arbeit nicht berücksichtigt werden sollen. — Zu seiner Ernährung, respective der Bildung von Kernproducten, nimmt der Zellkern auch nur ungeformte Bestandtheile aus dem Cytoplasma auf, so dass der rege Stoffaustausch zwischen dem Zellkern und dem Cytoplasma, meiner Ansicht nach, nur als Aufnahme und Abgabe gelöster Stoffe zu deuten ist.

Die interessanten, von Nussbaum[1]) und Gruber[2]) ausgeführten Versuche über künstliche Theilung von Infusorien haben die Abhängigkeit gewisser Regenerationserscheinungen von der Anwesenheit des Zellkerns ergeben. Welcher Art diese Abhängigkeit ist, lässt sich nicht ermessen; ob es bei derselben nicht etwa auch auf bestimmte, vom Zellkern zu liefernde Substanzen ankommt, deren Anwesenheit an den sich regenerirenden Stellen nothwendig ist, darf wenigstens als Frage aufgeworfen werden. Für eine solche Möglichkeit scheint mir ja bereits der Umstand zu sprechen, dass an jungen Individuen Körpertheile, deren Entwicklung bereits begonnen hat, auch an kernlosen Stücken fertig gestellt

---

1) Ueber spontane und künstliche Zelltheilung, Sitzber. d. niederrh. Gesell. f. Natur- u. Heilkunde zu Bonn, 1884, p. 259; und Ueber die Theilbarkeit der lebendigen Materie, Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXVI, 1886, p. 485.

2) Zuletzt in Biol. Centralbl. 1885/86, Bd. V, p. 137.

werden [1]). Da war eben, so könnte man denken, die vom Kern gelieferte Substanz schon zur Stelle, um die Fertigstellung des in Bildung begriffenen Körpertheils zu ermöglichen.

Am Schluss dieses Abschnittes möchte ich auch noch auf eine Arbeit von Koeppen [2]) hinweisen, welche das Verhalten der Zellkerne in ruhenden und in keimenden Samen behandelt und auch auf das Vorhandensein oder Fehlen von Kernkörperchen in bestimmten Fällen hinweist. Auch die Angaben dieser Arbeit dürften Anknüpfungspunkte für weitere Untersuchungen abgeben.

---

1) Gruber, l. c. p. 136, Nussbaum, Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXVI, p. 518.

2) Ueber das Verhalten des Zellkerns im ruhenden Samen. Leipziger Inaugural-Dissertation, 1887.

XVI. Schema der mitotischen Kerntheilung für die höheren Pflanzen.

Aus den in dieser Arbeit niedergelegten Beobachtungen, sowie aus der Literaturübersicht geht hervor, dass es nicht möglich ist, ein einziges Schema der mitotischen Kerntheilung für das gesammte organische Reich aufzustellen. Wohl aber scheinen mir die Untersuchungen weit genug gediehen zu sein, um den Versuch eines Schema für die höheren Gewächse zu gestatten. Es dürfte überhaupt die nächste Aufgabe sein, das Gemeinsame der Erscheinungen in den einzelnen Abtheilungen des Thier- und Pflanzenreichs zu erfassen und weiterhin erst sich an noch weiter gehende Verallgemeinerungen zu wagen.

Was nun die höheren Pflanzen anbetrifft, so würde das Schema ihrer Mitose sich jetzt etwa folgendermaassen darstellen lassen:

I. Prophase.

1. Gerüstwerk des ruhenden Kerns.
2. Dichtes Knäuelstadium.
3. Lockeres Knäuelstadium.
4. Umlagerung zur Kernplatte.
5. Kernplatte (Aequatorialplatte, Mutterstern).

II. Metaphase.

6. Trennung und Umlagerung der secundären Segmente (Metakinese).

III. Anaphase.

7. Stern (Tochterstern, Doppelstern, Diaster).
8. Lockeres Knäuelstadium (lockerer Tochterknäuel).
9. Dichtes Knäuelstadium (dichter Tochterknäuel).
10. Gerüstwerk des ruhenden Tochterkerns.

Ich habe mich, wie auch aus diesem Schema ersichtlich ist, der Flemming'schen Bezeichnungsweise für die einzelnen Stadien der Mitose so weit als möglich anbequemt. Die Unterscheidung einer grösseren Anzahl von Stadien, als dies von Flemming für die Kerntheilung der höheren Thiere geschehen ist, machte sich für die höheren Pflanzen nothwendig. Die wichtigsten Modificationen des Vorganges sollen aber noch kurz in Erinnerung gebracht werden.

I. Prophasen.

1. Gerüstwerk des ruhenden Kerns. Die langen, dünnen Kernfäden sind hin und her gebogen, ohne erkennbare Anordnung dicht in einander verschränkt und anastomosiren an den Contactstellen. Die Substanz der Fäden besteht aus nicht tingirbarem Linin, in diesem zeigen sich kleine, verschieden grosse Chromatinkörner ungleichmässig vertheilt. Ein oder mehrere Kernkörperchen liegen zwischen den Windungen der Kernfäden und haften denselben an, in bestimmten Fällen findet man das Kernkörperchen an der Kernwandung. Eine deutliche Kernwandung ist als Abgrenzung des umgebenden Cytoplasma gegen die Kernhöhle vorhanden. Die Kernhöhle wird von dünn- oder dickflüssigem Kernsaft erfüllt.

2. Dichtes Knäuelstadium. Die Kernfäden verkürzen sich und werden dicker; die Chromatinkörnchen beginnen zu verschmelzen zu regelmässigen Chromatinscheiben; ihre Masse nimmt zu, diejenige des Linins ab. Eine bestimmte Vertheilung der Kernfäden in der Kernhöhle beginnt erkennbar zu werden.

3. Lockeres Knäuelstadium:

a. Es findet eine weitere Verkürzung und Verdickung der Kernfäden statt, ihr Aufbau aus breiteren Chromatin- und schmäleren Lininscheiben wird perfect. Die Kernfäden lassen nunmehr eine bestimmte Gestalt und Anordnung erkennen. Sie bilden Schleifen, deren Umbiegungsstellen der Kernwandung am Polfelde anliegen. Die beiden Schenkel der Schleifen sind annähernd gleich lang, sie verlaufen quer zum Zellkern vom Polfeld nach der Gegenpolseite und zwar entweder längs der Seitenwandung des Kerns, oder durch dessen Höhlung. An der Gegenpolseite folgen sie der Kernwandung und endigen an derselben, andere biegen sich nahe der Kernhöhle um und schliessen dort in Contact mit einem anderen Kernfaden ab. Dass die Kernfäden in Mehrzahl vorhanden sind, lässt sich auf diesem Stadium sicher feststellen. In diesem Stadium, respective erst mit Beginn des nächstfolgenden Stadiums, schwinden die Kernkörperchen.

b. Nachdem der regelmässige Aufbau der Kernfäden aus breiteren Chromatin- und schmäleren Lininscheiben vollendet ist, findet eine Abflachung und Längsspaltung der Fäden statt, die mit einer Theilung der Chromatinscheiben verbunden ist. Während der Längsspaltung dauert die Verkürzung der Kernfäden fort, sie ziehen sich an die Kernwandung, trennen sich hierbei völlig von einander und haften als isolirte, relativ kurze Segmentpaare schliesslich der Kernwandung an. Eine bestimmte Orientirung der Segmentpaare zum Polfeld ist nur

in bestimmten Fällen zu erkennen. Das Kernkörperchen, das in Kernen mit solcher Prophase schon im dichten Knäuelstadium sich an die Kernwandung begiebt, bleibt an letzterer auch während dieses Stadiums haften; seltener hängt es einem Segmentpaare an.

4. Umlagerung zur Kernplatte. Die Kernwandung wird aufgelöst, das umgebende Cytoplasma dringt in die Kernhöhle ein, der Kernsaft bleibt in dem Raum der ursprünglichen Kernhöhle erhalten. Kernkörperchen schwinden, falls solche noch vorhanden, früher oder später in diesem Stadium, indem sie sich im Kernsaft lösen. Die Umlagerung der Kernfäden erfolgt unter dem Einfluss der Pole, die, wenn auch nur selten schon sichtbar, sich bereits auf dem vorhergehenden Stadium im umgebenden Cytoplasma ausgebildet haben.

a. Bei Kernen, welche das vorhergehende Stadium nach 3 a durchlaufen haben, findet die Umlagerung zur Kernplatte entweder senkrecht zum Polfelde oder parallel zu demselben statt. In ersterem Falle bilden fächerförmige Figuren den Uebergang zur äquatorialen Anordnung; im zweiten Falle treten am Polfeld Kernfäden hervor, damit eine zweiseitige Kernplatte erzeugt werde. Beide Arten der Umlagerung kommen an demselben Objecte vor; bei beiden verschiebt sich die Umbiegungsstelle an den Kernfäden derart, dass sie einen kurzen und einen langen Schenkel bekommen. Die langen Schenkel sind nach den Polen gerichtet, die kurzen liegen im äquatorialen Abschnitt der Figur.

b. Bei Kernen, welche das vorhergehende Stadium nach 3 b durchlaufen haben, werden die Segmentpaare durch das in die Kernhöhle eindringende Cytoplasma mehr oder weniger zusammengerückt; hierauf bilden sich aus dem eingedrungenen Cytoplasma die Spindelfasern aus, je eine Faser für jedes

Segmentpaar, und längs dieser Fasern verschieben sich die Segmentpaare, um in äquatoriale Lage zu gelangen.

5. Kernplatte. Die äquatoriale Anordnung der Kernfäden wird perfect, die Kernspindel in allen Fällen ausgebildet. Die Fasern derselben convergiren an den Polen in einem Punkt oder endigen dort auch getrennt von einander, was spitze oder stumpfe Kernspindeln in allen Abstufungen liefert. Die Pole der Spindel entsprechen oft nachweisbar den zuvor schon im umgebenden Cytoplasma ausgebildeten Polen. Die Spindelfasern gehen aus dem eingedrungenen Cytoplasma, respective auch den nach den Polen zu angrenzenden Cytoplasmamassen hervor. Sie laufen continuirlich von einem Pol zum andern. Ihre Zahl entspricht oft nachweisbar der Zahl der Kernfäden (der primären Segmente), kann aber wohl auch grösser sein. Der Kernsaft vertheilt sich zwischen den Spindelfasern; nur selten, falls ihn die Kernspindel nicht vollständig aufzunehmen vermag, bildet er im angrenzenden Cytoplasma vertheilt einen hellen Hof um die Kernspindel, welcher der ursprünglichen Kernhöhle entspricht. In diesem Stadium ist es am leichtesten festzustellen, dass die Zahl der Kernfäden in den generativen Zellen constant, in den vegetativen Zellen nur annähernd constant ist.

a. In Kernen, welche das lockere Knäuelstadium nach 3 a und die Umlagerung zur Kernplatte nach 4 a durchlaufen haben, werden die Segmente, welche mit ihren Umbiegungsstellen in einander greifen, so verschoben, dass diese Umbiegungsstellen genau äquatoriale Lage bekommen; die Segmente platten sich hierauf ab und spalten der Länge nach, wobei eine Theilung der Chromatinscheiben deutlich zu verfolgen ist.

b. In Kernen, welche das lockere Knäuelstadium nach 3 b und die Umlagerung zur Kernplatte nach 4 b durch-

laufen haben, ordnen sich die Segmentpaare in der Aequatorialebene genau an. An ihren dem Innern der Kernplatte zugekehrten Enden trennen sich die Tochtersegmente eines jeden Paares von einander und richten, einer Spindelfaser folgend, ihre freien Enden nach den Polen.

II. Metaphase.

6. Trennung und Umlagerung der secundären Segmente. Die secundären Segmente (Tochtersegmente), die durch Längsspaltung aus den primären Segmenten (Muttersegmenten) hervorgegangen sind, bleiben während der Trennung mit ihren, in einfach zusammengesetzten Kernplatten nach aussen, in doppelt zusammengesetzten Kernplatten polwärts, respective nach aussen, gerichteten Enden am längsten in Berührung. Die kürzeren äquatorialen Schenkel der Segmente werden zu den polaren der neuen Anlagen. Mit der Trennung ist eine Umbiegung der secundären Segmente an ihren nunmehr polwärts gerichteten Enden verbunden. Im allgemeinen lässt sich angeben, dass die **J**-förmigen secundären Segmente bei der Trennung durch **S**-förmige respective **ɔ**-förmige Gestalten in **ſ**-förmige übergehen, die eventuell **∩**-förmig werden können. Von den Schwestersegmenten, die aus einem Muttersegment hervorgehen, erhält die eine Tochterkernanlage die eine, die andere Tochterkernanlage die andere Hälfte. Bei doppelt zusammengesetzten Kernplatten, welche aus einer doppelten Lage von Muttersegmenten aufgebaut werden, bleibt somit das eine Schwestersegment auf seiner Ursprungsseite, das andere muss die Aequatorialebene durchwandern, um zur entgegengesetzten Seite zu gelangen. Die Bewegung vollzieht sich längs der Spindelfasern, und zwar bewegen sich, bei gleicher Zahl von Spindelfasern und primären Seg-

menten, je zwei Schwestersegmente an derselben Spindelfaser in entgegengesetzter Richtung nach den Polen.

III. Anaphase.

7. Tochterstern, Diaster. Während die secundären Segmente den Polen der Kernspindel sich nähern, rücken sie mit ihren umgebogenen, polwärts gerichteten Enden mehr oder weniger zusammen, während die äquatorial gerichteten Schenkel entsprechend auseinander spreizen. Das giebt in polarer Ansicht mehr oder weniger ausgeprägte Sternformen. Die secundären Segmente beginnen bald darauf, falls dies nicht zuvor schon geschehen, die Länge ihrer beiden Schenkel auszugleichen und sich wellig hin und her zu biegen. Sie treten weiterhin dicht zusammen, krümmen ihre äquatorialen Enden nach dem Innern der Anlage ein und werden von dem angrenzenden Cytoplasma aus mit einer Kernwandung umgeben.

8. Lockeres Knäuelstadium, lockerer Tochterknäuel. Sobald die Kernwandung angelegt ist, beginnen die Kernfäden wieder auseinander zu treten. Es findet sich Kernsaft zwischen denselben ein. Die Umbiegungsstellen der Kernfäden liegen am Polfeld; der Verlauf der Schenkel vom Polfeld nach der Gegenpolseite ist ausgeprägt. Diese Anordnung bleibt sich gleich, ob nun der Mutterkern das lockere Knäuelstadium nach 3a oder nach 3b durchmachte.

9. Dichtes Knäuelstadium, dichter Tochterknäuel. Die Kernfäden werden dünner und länger; ihre Wellung wird immer stärker; die Windungen greifen in einander; die regelmässige Anordnung verwischt sich. Zugleich geht der regelmässige Aufbau aus Chromatin- und Lininscheiben verloren. Die Chromatinscheiben zerfallen in kleinere Chromatinkörner, nehmen überhaupt an Masse ab, während das Linin in ent-

sprechender Zunahme begriffen ist. Zwischen den Windungen der Kernfäden tauchen die Kernkörperchen auf, nachdem zuvor schon, in öfters nachweisbarer Weise, eine Ansammlung von Nucleolar-Substanz in der Kernhöhle, an der Gegenpolseite, erfolgt war.

10. Gerüstwerk des ruhenden Tochterkerns. Durch weiteres Ausspinnen der Lininfäden, das Anastomosiren ihrer Windungen, Vergrösserung der Nucleolen, respective eine Verschmelzung derselben zu einem einzigen, wird der Ruhezustand des Tochterkerns erreicht, wie derselbe beim Mutterkern zuvor gegeben war. Wenn die Theilungsschritte so rasch auf einander folgen, wie in den Pollenmutterzellen der zweite Theilungsschritt auf den ersten, da kommt es in den Tochterkernen überhaupt nicht zur Ausbildung des Gerüstwerkes und ihr Knäuelstadium wird bereits zum Ausgangspunkt der nächstfolgenden Mitose.

XVII. Zusammenfassung der Ergebnisse über die Mitose bei Spirogyra.

Dass die Mitose der niederen Gewächse nicht auf das Schema der höheren gebracht werden kann, hat uns die Untersuchung von Spirogyra gelehrt. Der Zellkern von Spirogyra schwillt an, das Gerüstwerk geht durch Verkürzung der Kernfäden in das dichte, dann in das lockere Knäuelstadium über. Im dichten Knäuelstadium wird meist schon das Kernkörperchen gelöst. Das Chromatin in den Fäden nimmt zu, bald zeigen sich dieselben aus dicken Chromatin- und dünnen Linin-Scheiben aufgebaut. Im lockeren Knäuelstadium ziehen sich die Kernfäden auf die Aequatorialebene zurück. Sie bleiben durch feine Plasmafäden mit der Kernwandung verbunden. Im dichten Knäuelstadium beginnt sich Cytoplasma an den Endflächen des Kerns zu sammeln. Bei Spirogyra polytaeniata flacht sich der Kern im lockeren Knäuelstadium ab, das angesammelte Cytoplasma bildet ausserhalb der Kernwandung die Spindelfasern. Dieselben werden um die fehlenden kurzen Stücke innerhalb der Kernhöhle ergänzt und treten so in Verbindung mit den die Kernplatte bildenden Kernfäden. Hierauf schwindet die von den Spindelfasern durchsetzte Kernwandung. Bei Spirogyra nitida dringt das an den Endflächen des angeschwollenen Kerns sich ansammelnde Cytoplasma in dessen Inneres ein, um die Spindelfasern zu

bilden. In beiden Fällen setzt die Mehrzahl der Spindelfasern an die Kernplatten-Elemente an; nur ein Theil der Spindelfasern tritt in gegenseitige Verbindung und läuft nun von Pol zu Pol. Die Kernspindel besteht somit aus zwei Hälften, und die Zahl der Spindelfasern ist weit grösser als diejenige der primären Segmente. Während sich die Kernfäden in der Aequatorialebene lagern, flachen sie sich senkrecht zu derselben ab. Es folgt hierauf eine Theilung der Chromatinscheiben und alsbald die Längsspaltung der ganzen Fäden. Die durch Umlagerung und Trennung der Schwestersegmente charakterisirte Metaphase fällt für Spirogyra hinweg, es beginnt sofort die Anaphase. Die beiden Längshälften jedes Segmentes rücken ohne sonstige Lagen- und Gestaltsänderung aus einander. Die den Aequator durchsetzenden Spindelfasern bleiben als Verbindungsfäden zurück. Die beiden Kernplattenhälften bewegen sich nur kurze Zeit längs diesen Spindelfasern und werden weiterhin durch osmotische Kräfte aus einander getrieben. Diese osmotische Wirkung geht allem Anschein nach von Substanzen des Kernsafts aus, die zwischen die auseinanderrückenden Kernplattenhälften treten. Diese bewirken auch eine Ausweitung des die beiden Kernplattenhälften verbindenden Cytoplasmamantels, der zu einem tonnenförmigen und schliesslich linsenförmigen Verbindungsschlauch auswächst. Letzterer erhält die Tochterkernanlagen in ihrer gegenseitigen Lage. In diesen Anlagen rücken die secundären Segmente seitlich an einander und werden vom Cytoplasma aus mit einer Kernwandung umgeben. Die Tochtersegmente beginnen sich hierauf zu verlängern und auseinanderzutreten, wodurch zugleich eine Kernhöhle sich ausbildet. Ihre Windungen nehmen einen deutlich queren Verlauf, von der Polseite zur Gegenpolseite, an. Die Kernkörperchen tauchen jetzt auf, zunächst in Mehrzahl, um

später meist zu einem einzigen zu verschmelzen. Das Chromatin der Anlage nimmt ab, die Windungen der Kernfäden greifen immer mehr in einander und es kommt das Gerüstwerk des ruhenden Kerns zu Stande. Während dieser Ausbildung der Tochterkerne wird das an dem Polfeld angesammelte, den äquatorialen Spindelfasern vornehmlich entstammende Cytoplasma, zu deren Ernährung verbraucht.

An allen diesen Angaben sehe ich mich festzuhalten veranlasst, auch nach der neuesten Publication von Meunier über den Nucleolus von Spirogyra[1]), die während des Druckes dieser Arbeit erschienen ist. Meunier hält, im Anschluss an Carnoy, den Nucleolus für den wahren Kern der Spirogyra[2]) und lässt ihn die Kernplatte bilden. Die Reactionen sollen diese Deutung stützen und sind gegen entgegengesetzt lautende Angaben von E. Zacharias gerichtet. E. Zacharias hält aber seine Angaben in einer bereits erschienenen Erwiderung aufrecht[3]) und sucht zu zeigen, dass in der That keine mikrochemischen Gründe vorliegen, den Nucleolus von Spirogyra für etwas anderes als einen Nucleolus zu halten. Ich kann Zacharias in dieser Auffassung nur beistimmen.

---

1) La Cellule, publié par Carnoy, Bd. III, p. 333.

2) l. c. p. 375, 390 u. a.

3) Bot. Ztg., 1888 Sp. 90.



XVIII. Zusammenfassung der Ergebnisse über Zelltheilung und Vielzellbildung bei höheren Pflanzen.

Zwischen den auseinanderweichenden secundären Segmenten verbleiben die Spindelfasern als primäre Verbindungsfäden. Cytoplasma dringt zwischen dieselben ein, um das Material für secundäre Verbindungsfäden abzugeben. Die der Nucleolarsubstanz entstammenden, tingirbaren Bestandtheile des Kernsaftes, die mit den secundären Segmenten zunächst gegen die Spindelpole wandern, bewegen sich alsbald von den Tochterkernanlagen aus gegen die Aequatorialebene. Ist diese erreicht, so wird durch locale Verdickung der Verbindungsfäden die Zellplatte angelegt. Die tingirbaren Bestandtheile des Kernsaftes ziehen sich hierauf ganz auf den äquatorialen Abschnitt der Verbindungsfäden hin. Osmotisch wirksame Bestandtheile des Kernsaftes bewirken allem Anschein nach eine äquatoriale Ausweitung des Complexes der Verbindungsfäden. Neue Verbindungsfäden werden am Rande dieses Complexes hinzugebildet. In Zellen mit Lumen stellt das seitlich angrenzende Cytoplasma alsbald nur noch einen dünnen Schlauch, den Verbindungsschlauch, dar, der an das die beiden Schwesterkerne umgebende Cytoplasma ansetzt und den Complex der Verbindungsfäden in sich schliesst. Ein solcher individualisirter Verbindungsschlauch kommt nicht zur Ausbildung in Zellen die von Cytoplasma erfüllt

sind, die innere Abgrenzung des umgebenden Cytoplasma gegen den Complex der Verbindungsfäden ist aber die nämliche und die gleichen Ursachen bewirken die Ausweitung des letzteren. Während der Ausbildung der Zellplatte trennen sich die Verbindungsfäden von den Tochterkernanlagen und ziehen auf den äquatorialen Abschnitt zurück. Aus seitlicher Verschmelzung der Elemente der Zellplatte, der Dermatosomen, geht die Membran hervor. Im allgemeinen beginnt deren Bildung in der Mitte der Zellplatte und schreitet gegen die Ränder fort. — Bei geringem Querschnitt der Zelle kann die Scheidewand ihrer ganzen Ausdehnung nach auch simultan entstehen. In Zellen mit Lumen und bedeutendem Querschnitt werden die Verdindungsfäden von den fertig gestellten Membrantheilen zurückgezogen und ihre Substanz zur Bildung neuer Verbindungsfäden am Rande des Complexes verwendet. Die tingirbaren Bestandtheile des Kernsaftes folgen diesen Plasmamassen. So kommt ein Ring von Verbindungsfäden, der die tingirbaren Bestandtheile des Kernsaftes enthält, am Rande der fortwachsenden Scheidewand zu Stande und ergänzt dort die Zellplatte. Der Verbindungsschlauch erfährt eine fortschreitende Erweiterung und stellt schliesslich ein Gebilde von linsenförmigem Umriss dar. Die seitliche Ausdehnung des Verbindungsschlauches hat öfters dessen Abflachung und zugleich eine Annäherung der beiden Schwesterkerne, die er verbindet, zur Folge. An den Stellen, wo die Mutterzellwand erreicht ist, schwinden die Verbindungsfäden; ist die gesammte Scheidewand fertig, so löst sich der Verbindungsschlauch in einzelne Stränge auf.

Bei der Vielzellbildung in dem protoplasmatischen Wandbelege der Embryosäcke werden meist Verbindungsfäden zwischen den Zellkernen ausgebildet, die ihrer Bedeutung nach den primären Verbindungsfäden zwischen Schwester-

kernen entsprechen. Diese Verbindungsfäden brauchen aber nicht immer in die Erscheinung zu treten. In gleicher Entfernung der Zellkerne werden nun zwischen den primären Verbindungsfäden, oder auch ohne deren sichtbare Betheiligung, kurze secundäre Cytoplasmafäden ausgebildet und eine Zellplatte ganz ebenso, wie in einem Complex von Verbindungsfäden bei der Zelltheilung, erzeugt. Die Länge der die Zellplatten producirenden Fäden kann hier aber im Extrem auf die Länge der Dermatosomen reducirt sein. Durch Verschmelzung der Dermatosomen geht weiterhin auch hier die Membran hervor.

Bei simultaner Viertheilung in Pollen- und Sporenmutterzellen werden die fehlenden Complexe der Verbindungsfäden ganz ebenso wie im protoplasmatischen Wandbelege der Embryosäcke ausgebildet.

In den Sporenmutterzellen von Anthoceros und den Makrosporenmutterzellen von Isoëtes werden die Verbindungsfäden zwischen den tetraëdrisch sich anordnenden Chromatophoren, ohne Betheiligung der Kerntheilung, ausgebildet.

XIX. Zusammenfassung der Ergebnisse über Zelltheilung bei Spirogyra.

Ein Ring bildet sich an der Mutterzellwand durch Verdickung des cytoplasmatischen Wandbelegs aus. In diesem Cytoplasma wird eine den Verbindungsfäden entsprechende Streifung sichtbar und es folgt die Ausbildung einer Zellplatte, aus welcher eine Membranleiste hervorgeht, die an die Mutterzellwand ansetzt. Am Rande dieser Leiste wird die ringförmige Zellplatte fortdauernd ergänzt. Dieselbe stösst bei ihrem weiteren Vordringen auf die mittleren Suspensionsfäden des sich theilenden Zellkerns und alsbald auch auf den stark erweiterten Verbindungsschlauch, der die beiden Tochterkernanlagen verbindet. Von diesem Augenblick an nimmt der Durchmesser des Verbindungsschlauches ab und schliesslich wird derselbe von dem vordringenden Cytoplasmaringe durchschnitten. Nachdem die inneren Ränder der ringförmigen Zellplatte in Verbindung getreten, wird die Scheidewandbildung abgeschlossen.

XX. Einige Bemerkungen zu der Kerntheilung bei Protozoen.

Es liegt hier nicht in meiner Absicht, die Vorgänge der Kerntheilung bei den Protozoen von allgemeinen Gesichtspunkten aus zu behandeln, und habe ich mich in der Einleitung bereits dahin ausgesprochen, dass eine solche Behandlung verfrüht wäre. Die in der Einleitung zugleich vertretene Ansicht, dass in der Kerntheilung der Protozoen abgeleitete Vorgänge vielfach vorliegen dürften, möchte ich hier aber noch weiter begründen. In der Einleitung führte ich bereits für diese Ansicht einige allgemeine Gründe an, dieselbe wird, so scheint es mir, auch durch die Thatsache gestützt, dass eine annähernd typische mitotische Kerntheilung neuerdings bei den Protozoen nachgewiesen worden ist. Es geschah dies durch Schewiakoff[1]) für den Süsswasserrhizopoden Euglypha alveolata. Das Gerüstwerk des Zellkerns dieser Euglypha geht in der Prophase durch Verkürzung und Verdickung der zahlreichen Kernfäden in das Knäuelstadium über. Während dieses Vorgangs werden feine, zwischen den Kernfäden ausgespannte Hyaloplasmabrücken eingezogen und die Kernfäden in Scheiben verschiedener Tinctionsfähigkeit und verschiedener

1) Ueber die karyokinetische Kerntheilung bei der Euglypha alveolata, Morph. Jahrb. Bd. XIII, 1887, p. 193.

Lichtbrechung differenzirt. Im lockeren Knäuelstadium erscheinen alle Kernfäden im peripherischen Theile der Kerne parallel zu einander angeordnet. Das Kernkörperchen schwindet alsdann vollständig. Die bis dahin geraden Fäden biegen sich jetzt in der Mitte um und bilden Schleifen mit Schenkeln von annähernd gleicher Länge. Diese Schleifen ordnen sich mit der Umbiegungsstelle nach der Mitte des Kerns, mit den Schenkeln radial nach aussen, so dass eine sonnenförmige Figur entsteht. Die Sonnenfigur geht, während der Kern sich an den Polen abplattet, in eine äquatoriale Sternform über. Dann treten im Innern des Kerns die Spindelfasern auf, sie sind, meint Schewiakoff, wahrscheinlich aus einer „achromatischen Substanz" des Kerns abzuleiten. Ihre Bildung schreitet von den Polen gegen die Aequatorialebene fort und Schewiakoff giebt an, dass sie sich in der Aequatorialebene zu fortlaufenden Fäden vereinigen. Unter dem richtenden Einfluss der Spindelfasern wird die Kernplatte alsdann fertiggestellt. Die Kernspindel streckt sich in der Richtung der Theilungsaxe. Die Kernplatte ist doppelt zusammengesetzt, sehr ähnlich einer solchen in dem protoplasmatischen Wandbelege der Embryosäcke von Fritillaria. Die Kernfäden spalten sich hierauf der Länge nach und ihre Längshälften setzen sich in Bewegung nach den entgegengesetzten Polen. Es macht den Eindruck, als wenn die auseinanderweichenden Tochtersegmente längs der Spindelfasern dahingleiten möchten. Es entstehen alsbald die Tochtersterne und unmittelbar darauf die Tochtersonnen. Währenddem hat sich der Kern in die Länge gestreckt, eine bisquitförmige Gestalt angenommen und schnürt sich endlich in zwei gleiche Tochterkerne durch. Die Tochtersonnen gehen in die Tochterknäuel über, worauf die Kernfäden wieder durch zarte Brücken in Verbindung treten und das Netz-

werk des Ruhestadiums ausgebildet wird. — Diese Vorgänge, die ich hier nur in den Hauptzügen wiedergebe, schliessen, wie wir sehen, sehr nahe an die karyokinetischen Vorgänge bei höheren Thieren und Pflanzen an; der Hauptunterschied ist nur in der intacten Erhaltung der Kernwandung und der hierdurch sich nothwendig machenden Durchschnürung der Kernhöhle, die hier eigentlich erst zur definitiven Kerntheilung führt, gegeben. — Während die geschilderten Vorgänge sich im Innern des Euglypha-Kerns abspielen, sind aber auch in dem umgebenden Cytoplasma bestimmte Veränderungen zu beobachten. Zunächst sammelt sich helles Cytoplasma um den Kern an und zeigt, während sich letzterer im lockeren Knäuelstadium befindet, radiäre Streifung. Es muss in sehr nahe Beziehung zum Kern treten, denn es lässt sich sammt diesem aus dem Zellleib befreien. Die radiäre Strahlung hält bis in das Sonnen-Stadium an. Dann beginnt das helle Cytoplasma sich an den beiden Polen zu concentriren und differenzirt sich dort in Strahlen, die freilich nur geringe Entwicklung erreichen. An den Stellen, wo die Strahlen zusammenstossen, entsteht ein Polkörperchen und gleichzeitig beginnt im Kern die Bildung der Spindelfasern. Die Polkörperchen haben hier nicht unbedeutende Grösse und erinnern, worauf auch Schewiakoff hinweist[1]), an die Plasmakegel der Kernpole von Actinosphaerium. Im Stadium der Tochterknäuel schwindet die Strahlung an den Polen und die Polkörperchen werden, nach Schewiakoff, in die Kernsubstanz eingezogen. — Wie wir sehen, stimmen auch die im Cytoplasma sich abspielenden Vorgänge nahe mit denjenigen bei höheren Thieren und Pflanzen überein.

Hiermit ist nachgewiesen, dass mitotische Kerntheilung,

---

1) l. c. p. 223.

nach Art derjenigen der höheren Pflanzen und Thiere, auch bei den Protozoen vorkommt, und das bestärkt mich in der Ansicht, dass in ihr die ursprüngliche Form der mitotischen Kerntheilung, von der die anderen abzuleiten sind, gegeben sei. Ja, der Umstand, dass sie im Thier- und Pflanzenreich so übereinstimmend wiederkehrt, führt schon auf eine solche Vorstellung. — Als wesentliche Abweichung von der mitotischen Kerntheilung der höheren Thiere und Pflanzen bleibt für Euglypha alveolata nur die dauernde Abgrenzung der Kernhöhle und die damit zusammenhängende Durchschnürung derselben bestehen. Diese dauernde Abgrenzung der Kernhöhle dürfte nur dort möglich sein, wo die Kerntheilung nicht in eine Zelltheilung einzugreifen hat. So ist es bei den Protozoen, wo die Zelltheilung überhaupt wegfällt, vielleicht auch bei den Siphoneen und eventuell auch bei vielkernigen Algen und Pilzen, bei welchen Kern- und Zelltheilung unabhängig von einander erfolgen. — Bei Euglypha alveolata hält es Schewiakoff nur für wahrscheinlich, dass die Spindelfasern der Kernsubstanz entstammen; bei anderen Protozoën mag dies sicher der Fall sein und vielfach ist dort bereits die Zusammensetzung des Kerns aus merklich verschiedenen, sich gesondert haltenden Substanzen nachgewiesen. Dies hängt, so meine ich, eben auch mit der dauernden Abgrenzung des Kerns gegen das Cytoplasma zusammen, wie sie übereinstimmend für alle Protozoen von Bütschli[1]), R. Hertwig[2]), Pfitz-

1) Studien über die Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und die Conjugation der Infusorien 1876, p. 77 ff.

2) Ueber den Bau und die Entwicklung der Spirochona gemmipara, Jen. Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. XI, 1877, p. 160, Ueber die Kerntheilung bei Actinosphaerium Eichhorni, ebendas. Bd. XVII, p. 490.

ner[1]) und Gruber[2]) nachgewiesen worden ist. Wie bei Spirogyra nitida Cytoplasma zu Beginn jeder Mitose in die Kernhöhle eintritt, um die Spindelfasern zu bilden, so mag hier dauernd eine besondere, geformte Substanz in den Aufbau des Kerns eingegangen sein und die Aufgabe der Spindelfasern vollziehen; sie macht den Kern ganz unabhängig vom Cytoplasma, so dass er seine Theilung ohne Eingriff des letzteren auszuführen vermag. Ob schliesslich auch eine Befreiung von den polaren, richtenden Einflüssen des Cytoplasma möglich wird, mag dahingestellt bleiben.

Die bei den Protozoen sich geltend machenden Verschiedenheiten in dem Aufbau und in dem karyokinetischen Verhalten der Zellkerne, regen von neuem die Frage auf, wie weit solche Unterschiede nicht auch innerhalb der Metazoen, namentlich der unteren Classen derselben, möglich sind. Auf ziemlich weit gehende Unterschiede weist ja bereits die Uebersicht hin, die ich in dieser Arbeit gegeben, und manche an die Protozoen nahe anschliessenden Mitosen dürften bei weiterer Forschung noch aufzudecken sein.

---

1) Zur Kenntniss der Kerntheilung bei den Protozoen, Morph. Jahrb. Bd. XI, 1885 p. 461.

2) Der Theilungsvorgang bei Euglypha alveolata, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXV, 1881 p. 431. Die Theilung der monothalamen Rhizopoden. Ebend. Bd. XXXVI, 1881 p. 104. Ueber Kerntheilungsvorgänge bei einigen Protozoen, Ebendas. Bd. XXXVIII, 1883 p. 372. Ueber Kern und Kerntheilung bei den Protozoen, Ebendas. Bd. XL, 1884 p. 121. Studien über Amoeben, Ebendas. Bd. XLI, 1884 p. 186.

XXI. Verwerthung einiger Ergebnisse für die Befruchtungsfragen.

Die Fragen der Kerntheilung und der Befruchtung greifen so vielfach in einander, dass jeder Fortschritt auf dem einen Gebiete die Aufgaben auf dem anderen unmittelbar fördert. So mögen sich denn auch, wie ich glaube, aus den hier niedergelegten Thatsachen einige neue Gesichtspunkte für die Beurtheilung der Befruchtungsfragen ergeben.

Die von E. Van Beneden[1]) zuerst sichergestellte Thatsache, dass bei der Befruchtung im Ei von Ascaris megalocephala die vom Eikern und Spermakern stammenden Kernfäden nicht verschmelzen, verliert alles Auffällige von dem Augenblick an, wo erwiesen ist, dass die Kernfäden überhaupt in den Kernen getrennt bleiben und durch die aufeinander folgenden Theilungen hindurch selbständig fortbestehen.

In dem Zusammentreten der Kernfäden von Spermakern und Eikern liegt sicher der Schwerpunkt der Befruchtung; ob dies Zusammentreten aber an sich schon ausreicht, um die Weiterentwicklung des Keimkerns zu ermöglichen, ist eine offene Frage.

E. Van Beneden hält auf Grund seiner Beobachtungen

1) Zuletzt in Nouvelles recherches, 1887, p. 25 ff.

an Ascaris megalocephala eine Copulation der Kerne für eine nebensächliche Erscheinung, die Befruchtung beruht nach ihm im wesentlichen in dem Ersatz eines halben Kerns, der in Gestalt von Richtungskörpern aus dem Ei beseitigt wurde, durch einen halben Kern, der durch das Spermatozoon in das Ei eingeführt wird. Sobald die beiden halben Kerne im Plasmakörper des Eies vertreten sind, nimmt E. Van Beneden die Befruchtung als vollzogen an, und sei es in der Folge ganz gleichgültig, ob diese beiden Kerne sich zu einem Kern vereinigen oder nicht [1]). — Dem entgegen sind die Gebrüder Hertwig [2]) auf Grund experimenteller Versuche über den Einfluss äusserer Agentien auf den Befruchtungs- und Theilungsvorgang der thierischen Eier zu der Ueberzeugung gelangt, dass bei Strongylocentrotus lividus selbst eine Aneinanderlagerung von Spermakern und Eikern nicht ausreicht, um eine normale Befruchtung zu vollziehen, und „dass nur dann, wenn die Substanzen von Ei- und Spermakern sich ganz durchdringen, Kerne entstehen, welche mit allen für die weitere Entwicklung nöthigen Lebenseigenschaften ausgerüstet sind“ [3]). Bleiben die Kerne im Ei von Strongylocentrotus lividus getrennt, so ist nur eine bedingte Weiterentwicklung derselben, die nicht über eine „faserige Differenzirung“ hinausgeht, möglich. Wichtig erscheint die weitere Feststellung, dass auch eine bedingte Weiterentwicklung des Eikerns erst möglich ist, wenn sich ein Samenfaden im Ei befindet, und dass andererseits der Kopf solcher

1) So nach der letzten Fassung in Nouvelles recherches, p. 27.

2) Ueber den Befruchtungs- und Theilungsvorgang des thierischen Eies unter dem Einfluss äusserer Agentien. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. XX (XIII), Sep.-Ausgabe, p. 144.

3) Sep.-Ausg. p. 145.

Samenfäden, die in unreife Eier eingedrungen sind, unverändert bleibt bis zur Fertigstellung des ersten Richtungskörpers [1]). — Es unterliegt keinem Zweifel, dass auch bei Pflanzen überall dort, wo es bisher gelang, den ganzen Befruchtungsvorgang klarzulegen, dieser mit einer Copulation der beiden Zellkerne verbunden ist. Spermakern und Eikern legen sich an einander, die Kernwandungen werden an der Contactstelle aufgelöst und die beiden Kernhöhlen vereinigen sich zu einer einzigen. Man kann feststellen, dass mit diesem Vorgang eine Vermischung des Kernsaftes beider Kernhöhlen verbunden ist, und meist sieht man auch die Nucleolen beider Kerne mit einander verschmelzen [2]).

E. Van Beneden stellt diese Angaben nicht in Abrede, meint aber, dass dieselben gegen seine Theorie der Befruchtung nicht angerufen werden können. Denn, meint er, die Thatsache, dass es für eine Thierspecies, Ascaris megalocephala, sichergestellt ist, dass eine normale und vollständige Entwicklung des Keimes sich vollziehen kann, ohne vorausgehende Copulation der „Vorkerne“, beweist unwiderruflich, dass das Wesen der Befruchtung nicht in der Vereinigung der Vorkerne liegen kann [3]).

Wie mir scheint, lassen sich aber diese verschiedenen Auffassungen des Befruchtungsvorgangs unter einen Gesichtspunkt bringen, sobald man festhält, dass die Vereinigung der Kerne, je nach den Objecten, in verschiedenen Entwicklungsstadien erfolgt. Bei Ascaris megalocephala findet die Vereinigung der beiden Kerne im vorgerückten Stadium der Prophase, nach Schwund der Kernwandung statt; die-

1) Sep.-Ausg. p. 146.

2) E. Strasburger, Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen, p. 85.

3) Nouvelles recherches, p. 34.

selben kommen erst zusammen, wenn sie die Furchungsspindel bilden, während bei Strongylocentrotus lividus und bei Pflanzen die Vereinigung im Ruhezustande vor sich geht. Ja, O. und R. Hertwig heben ausdrücklich hervor, dass bei Strongylocentrotus lividus die Vereinigung der beiden Kerne gar nicht mehr möglich ist, sobald dieselben in die „faserige Differenzirung" eingetreten sind [1]. Je nach dem Stadium, in welchem Spermakern und Eikern sich vereinigen, müssen aber die äusseren Merkmale der Vereinigung verschieden sein. Auch bei Strongylocentrotus lividus ist, wie O. und R. Hertwig gezeigt haben, ein Eintritt des Eikerns und Spermakerns in die Prophase, ohne vorherige Vereinigung derselben möglich. Nicht anders ist es bei Ascaris megalocephala. Während aber bei letzterer die Vereinigung der in die Prophase eingetretenen Kerne noch stattfinden kann, ja für gewöhnlich erst dann erfolgt, unterbleibt sie bei Strongylocentrotus, wenn die Prophasen in den getrennten Kernen eingeleitet worden sind. Eine Vereinigung der beiden Kerne zu einer Theilungsfigur ist aber ebenso bei Ascaris megalocephala wie bei Strongylocentrotus lividus nothwendig. — Was es bedingt, dass ohne eine solche Vereinigung die normale Weiterentwicklung nicht möglich ist, darüber lassen sich nur Hypothesen anstellen. Da wir bei Pflanzen so deutlich sehen, dass eine Vermischung des Kernsaftes und der Nucleolarsubstanz der beiden copulirenden Kerne erfolgt, so könnten wir annehmen, dass durch diesen Vorgang erst die Anregung zu einer Weiterentwicklung des Keimkerns gegeben werde. Dagegen liesse sich freilich geltend machen, dass vielfach bei Thieren der Spermakern noch ohne Kernsaft, als relativ dichtes Gebilde, mit dem Eikern verschmilzt

1) Sep.-Ausg., p. 142.

und dass auch bei Pflanzen der Spermakern sich mit Kernsaft und Nucleolus meist erst im Innern des Eikerns beladet. Kernsaft und Nucleolen sind aber, wie ich im Laufe dieser Untersuchung zu zeigen suchte, Producte der Thätigkeit der Kernfäden, und so werden denn diese Producte von dem Spermakern in specifischer Weise gebildet werden, auch wenn er das Material zu denselben aus dem Eiplasma schöpft. Ebenso könnte es für das Wesen der Einwirkung dieser Producte gleichgiltig erscheinen, ob die Kernfäden des Spermakerns erst nach Vereinigung mit dem Eikern in Thätigkeit treten. Es kann aber, unseren sonstigen Erfahrungen nach, keinem Zweifel unterliegen, dass auch in der Furchungsspindel von Ascaris megalocephala sich der Kernsaft beider Kerne sammeln muss. Der vermischte Saft beider Kerne mag einen chemischen Reiz auf die Kernfäden ausüben und deren Weiterentwicklung, vor Allem vielleicht deren Längsspaltung, anregen. Für eine ähnliche Anregung spricht ja auch die schon angeführte, von den Gebrüdern Hertwig beobachtete Erscheinung, dass der Eikern bei Strongylocentrotus lividus in die beschränkte Entwicklung, derer er im getrennten Zustande fähig ist, nur dann eintritt, wenn ein Spermatozoon in das Eiplasma eingedrungen ist, und dass andererseits ein Spermakern im unreifen Ei unverändert bleibt, so lange, als nicht die Bildung des ersten Richtungskörpers erfolgte. In beiden Fällen spielen sich somit die Veränderungen in dem einen Kern unter dem Einflusse des anderen ab, wohl direct oder indirect angeregt durch Producte, welche diese Kerne an das Eiplasma abgeben.

Nehmen wir aber eine Einwirkung der Kernproducte auf die Weiterentwicklung des Keimkerns nicht an, so werden wir fast mit Nothwendigkeit auf eine dynamische Wechselwirkung der im Keimkern vereinten Kernfäden hingewiesen.

Den Befruchtungsvorgang möchte auch ich in die Vereinigung der Fäden vom Spermakern und Eikern verlegen, doch die Weiterentwicklung des Keimkerns von der Vermischung des Products beider Kerne abhängig machen. Aus letzterem Umstande erklärt sich ungezwungen die Copulation der Kernhöhlen, welche ja an fast allen Objecten in der auffälligsten Weise sich vollzieht. — Das Wesen des Kerns liegt ausserdem in den Kernfäden begründet, so dass es bei der Vereinigung von Kernfäden doch stets auf eine Copulation der Kerne hinauskommt, auch wo die beiden Kerne bei ihrer Vereinigung nicht mehr von einer Kernwandung umgeben sind. Daher dürfte es wohl auch in Zukunft bei der Definition bleiben, dass das Wesen der Befruchtung auf der Copulation von Spermakern und Eikern beruht.

Ich habe schon früher nachzuweisen gesucht, dass die Vorbereitungen, welche die für den Geschlechtsakt bestimmten Zellkerne erfahren, so weit nachweisbar, nur auf einer entsprechenden Reduction der Masse der Kernfäden beruhen. Dann war ich bemüht, zu zeigen, dass die Theilungen der progamen Kerne gleiche, nicht ungleiche Producte liefern. Endlich sprach ich die Ansicht aus, dass die beiden copulirenden Zellkerne gleich sind. — Das Verhalten der Zellkerne in den Pollenkörnern habe ich in Beziehung auf alle diese Fragen nochmals einer sorgfältigen Prüfung unterworfen. Ich untersuchte vornehmlich Chlorophytum Sternbergianum, Convallaria majalis, Hyacinthus orientalis, Amaryllis Tettaui, Chamaedorea Arenbergiana und Malva crispa. Das Resultat blieb sich in allen diesen Fällen gleich. Die Thei-

---

1) Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung, 1884, p. 8, 82, 153 u. a. m.

lung der Kernfäden des progamen Kernes im Pollenkern, die einen Wendepunkt in der Entwicklung der generativen Kerne bedeutet, erfolgt in gewohnter Weise durch Längsspaltung und liefert somit gleiche Producte. Dass eine Längsspaltung der Kernfäden, so wie sie thatsächlich in der Beobachtung vorliegt, ungleiche Theilungsproducte liefern sollte, halte ich für ausgeschlossen, und wir finden hier denn auch thatsächlich, dass die auseinanderweichenden secundären Segmente in jeder Weise gleich reagiren. Erst nach Trennung der generativen von der vegetativen Zelle machen sich Differenzen im Verhalten der beiden Kerne geltend, indem der generative Kern im dichten Knäuelstadium verharrt und dem entsprechend stark tingirbar bleibt, während der vegetative Zellkern in das Gerüststadium eintritt, demgemäss an Tinctionsfähigkeit verliert und weiterhin eine allmähliche Degeneration erfährt. Chlorophytum Sternbergianum, das seiner, auf dem betreffenden Entwicklungsstand ganz durchsichtigen, nicht cutinisirter Pollenkörner wegen, ein vorzügliches Beobachtungsobject abgiebt, soll hier wieder besonders als Beispiel herangezogen werden. Die Theilung des progamen Zellkerns vollzieht sich in ganz derselben Weise wie beim zweiten Theilungsschritt in der Pollenmutterzelle und die Längshälften der Segmente, je zwölf an der Zahl, rücken aus einander. Die Differenz in den beiden Schwesterkernanlagen macht sich erst geltend, nachdem dieselben die Kernwandung erhalten haben, indem, wie schon erwähnt, der generative Kern jetzt in seiner Entwicklung stehen bleibt, der vegetative Kern in derselben fortschreitet. Der vegetative Kern allein nimmt an Grösse zu, erhält ein, respective zwei Kernkörperchen und bildet aus seinen Fäden das Gerüstwerk aus. Das Kernkörperchen des vegetativen Kerns gleicht alsbald an Grösse demjenigen des progamen Kerns,

während der generative Kern entweder überhaupt kein Kernkörperchen erhält oder sich mit einem sehr kleinen begnügen muss. Beim Reifen des Pollenkerns erleidet der generative Kern eine nicht unbedeutende Streckung und liegt in seiner spindelförmig gestreckten Zelle der Pollenwandung an. Der vegetative Kern hat alsdann sein Kernkörperchen eingebüsst und stellt ein unregelmässiges Gebilde mit sehr zartem Gerüst, ähnlich wie ich es früher etwa für Convallaria Polygonatum abgebildet habe, dar [1]). Bei Chlorophytum Sternbergianum verfolgte ich, wie im Laufe dieser Untersuchungen bereits angegeben wurde, auch das weitere Schicksal des generativen Zellkerns. Derselbe theilt sich noch einmal, wie das ja auch sonst zum Mindesten geschieht [2]), bevor er dazu gelangt, als Spermakern verwendet zu werden. Bei dieser Theilung, die normaler Weise im Pollenschlauch, bei künstlichen Culturen im Pollenkern erfolgt, zeigt der generative Zellkern, der sich engen Raumverhältnissen anzupassen hat, eine schmale, doppelt zusammengesetzte Kernplatte, die an jeder Seite je sechs Segmente führt. Diese Kernplatte kommt durch fächerförmige Umlegung der Segmente, wie wir sie eingehend bei Fritillaria studirt haben, zu Stande. Die Längsspaltung der zwölf Segmente ist unschwer festzustellen und die Producte auch dieses letzten Theilungsschrittes sind somit einander in jeder Weise gleich. Diese durch den letzten Theilungsschritt erzeugten Schwesterkerne, an Masse stark reducirt, verharren beide im dichten Knäuelstadium, bleiben somit stark tingirbar. In solchem Zustand dringt einer derselben, wie aus meinen älteren Angaben [3]) für Li-

1) Vergl. Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang, p. 9, 23, Taf. I, Fig. 7.

2) Ebenda, p. 15.

3) Ebenda, p. 56 ff.

liaceen, Orchideen, Monotropa u. s. w. bekannt ist, bis zum Eikern vor. Erst im Innern des Eies nimmt er die Structur des Ruhezustandes an und gelangt so zur Copulation mit dem Eikern.

Das Resultat meiner jetzigen Untersuchung ist somit das nämliche wie der früheren, die Theilungsproducte der Zellkerne, die den Spermakern liefern, sind in allen Theilungsschritten gleich und der Theilungsvorgang ist überall die typische Längsspaltung. Von der Beseitigung eines halben Kerns kann bei diesem Vorgang nicht die Rede sein und kommt es nur auf eine entsprechende Reduction der Masse der Kernfäden hinaus. Letztere mögen gleichzeitig ihre Eigenschaften verändern, doch geschieht dies in Folge ihrer fortschreitenden Entwicklung, nicht in Folge einer Ungleichheit der Theilungsproducte.

Auch in den aufeinander folgenden Theilungsschritten, die zur Bildung des Eikerns im Innern des Embryosacks führen, ist eine fortschreitende Verminderung der Masse der Kernfäden zu constatiren. Dass die Theilung hier bis zuletzt durch Längsspaltung erfolgt, hat Guignard für Lilium erwiesen [1]) und kann ich dasselbe für Allium fistulosum bestimmt behaupten. Ja, meinen sonstigen Erfahrungen nach kann ich gar nicht daran zweifeln, dass auch hier, in allen Fällen, die Theilungen mit Längsspaltung der Fäden bis zuletzt anhalten und gleiche Producte liefern.

Für Ascaris megalocephala hatte bereits Nussbaum die Theilungsvorgänge, die zur Bildung der Richtungskörper führen, auf Längsspaltung zurückgeführt [2]). Dass diese

---

1) Nouvelles recherches, p. 336.

2) Ueber die Veränderung der Geschlechtsproducte bis zur Eifurchung, ein Beitrag zur Lehre der Vererbung. Archiv f. mikr. Anat., Bd. XXIII, p. 168.

Längsspaltung gleiche Producte liefert, wird durch die interessante Beobachtung Boveri's[1]) sichergestellt, dass die Elemente des ersten Richtungskörpers, falls sie abnormer Weise im Ei verbleiben, einen Eikern liefern, der sich von dem normalen in keiner Weise unterscheidet. Somit ist die Auffassung E. Van Beneden's[2]) nicht zu halten, dass die Bildung der Richtungskörper bei Ascaris megalocephala auf der Ausstossung ganzer Kernfäden beruhen sollte. Gegen einen solchen Vorgang und für eine gewöhnliche Kerntheilung mit Längsspaltung hat sich, ausser den schon Angeführten, ganz neuerdings auch Kultschitzky[3]) ausgesprochen.

Die beiden im Befruchtungsacte sich vereinigenden Kerne sind bei Pflanzen gleich, wenigstens lassen sie sich nicht mikrochemisch unterscheiden. Ich habe auf diesen Punkt meine Aufmerksamkeit von neuem gerichtet und denselben bei Spirogyra polytaeniata und bei Orchideen einer eingehenden Prüfung unterworfen. Bei Spirogyra polytaeniata liegt, wie schon erwähnt wurde, ein geraumer Zeitintervall zwischen der Vereinigung der Copulationswarzen und der Verschmelzung des Inhalts der copulirten Zellen. Während dieser Zeit erfahren die Kerne der copulirenden Zellen eine Veränderung, die mit einer Zunahme der Grösse und des Inhalts verbunden ist. Diese Veränderung schreitet ganz parallel in den vereinigten Zellenpaaren fort und es ist mir mit Hilfe von Verdauungsflüssigkeiten, von rauchender Salzsäure und von Eau

---

1) Zellen-Studien, p. 74.

2) Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire, p. 196 ff, 387 ff.

3) Ergebnisse einer Untersuchung über die Befruchtungsvorgänge bei Ascaris megalocephala, Sitzungsber. d. math.-phys. Cl. d. Akad. d. Wiss. zu Berlin, 1888, p. 17.

de Javelle nicht möglich gewesen, einen Unterschied zwischen den zur Vereinigung bestimmten Zellkernen zu entdecken. Nicht anders erging es mir bei Orchis maculata, Gymnadenia conopsea und Himantoglossum hircinum. Zur Untersuchung diente hier Alcohol-Material und ausser den zuvor genannten Reagentien wurden auch noch verschiedene Färbungsmittel angewandt. Die beiden in Copulation begriffenen Zellkerne reagirten völlig gleich, so dass es schlechterdings nicht mehr möglich war, den Spermakern von dem Eikern zu unterscheiden. Auf eine eben solche Gleichheit im Verhalten der beiden an einander tretenden Kerne weisen auch die Abbildungen von E. Van Beneden für Ascaris megalocephala [1]), diejenigen Carnoy's für andere Nematoden [2]) hin. Auch Kultschitzky bemerkt ausdrücklich, dass die beiden „Pronuclei" von Ascaris megalocephala „vollkommen gleich gebaut erscheinen" [3]).

Zu einem anderen Ergebniss kommt hingegen neuerdings E. Zacharias [4]). Derselbe findet, dass der Spermakern besonders reich an „Nuclein" sei, während im Eikern Nuclein sich nicht nachweisen lasse, in demselben vielmehr „ein Netzwerk oder Gerüst" mit den Reactionen des „Plastins" vorliege. Es sei daher die Vermuthung nahegelegt, „dass die Eizelle ohne Befruchtung sich deshalb nicht weiter entwickeln kann, weil sie zu nucleinarm ist, und dass ferner die thatsächlich beobachtete Vermehrung des Nucleingehaltes durch das eindringende männliche Element die Eizelle in den

1) Vergl. vornehmlich die Figuren 2, 3, 4, 5, Taf. I, in Nouvelles recherches.

2) La cytodiérèse de l'oeuf, die Figuren auf Taf. VIII.

3) l. c., p. 18.

4) Bot. Ztg., 1887, p. 354.

Stand setzt, sich zum Embryo auszubilden“ [1]). — Dass E. Zacharias den Spermakern chromatinreicher fand, hängt aber nur mit dem Zustande zusammen, in welchem er ihn untersuchte. In der That befindet sich nämlich, wie wir gesehen haben, der Spermakern während seiner Wanderung nach dem Ei in einem dem dichten Knäuelstadium entsprechenden Zustande, ist daher sehr chromatinreich. Ein ähnliches Verhalten zeigen auch die pflanzlichen Spermatozoiden, die aus Kernen hervorgehen, die zuvor in das dichte Knäuelstadium getreten sind. In einem ähnlichen Zustande befindet sich endlich auch der zum Kopf umgeformte Zellkern in den Spermatozoen höherer Thiere. Der Eikern hingegen, der den Spermakern erwartet, befindet sich bei Pflanzen, und wohl vorwiegend auch bei Thieren, im Ruhestadium und ist daher chromatinarm, aber lininreich. In allen denjenigen Fällen, in welchen der Spermakern und Eikern im gleichen Entwicklungsstadium zur Vereinigung gelangen, sind sie auch in ihren Reactionen völlig gleich; ihre Reactionen erweisen sich aber als verschieden, wenn sie, wie das ja ebenfalls bei einzelnen thierischen Objecten der Fall, in verschiedenen Stadien copuliren. Der Spermakern ist dann meist noch nicht in das Ruhestadium getreten, relativ klein, aber chromatinreich. Es ist aber auch möglich, wie das Beispiel der Neunaugen lehrt, dass der Spermakern chromatinärmer bei der Vereinigung erscheint; wenigstens giebt A. A. Böhm an, dass die Spermatomeriten, wie er die dem Kopf des Spermatozoons entstammenden Segmente nennt, „im Allgemeinen weniger Chromatin enthalten“, wie die aus dem Eikern hervorgegangenen „Karyomeriten“ [2]). Dass der Ei-

1) l. c. Sp. 385.

2) Ueber die Befruchtung des Neunauges, Stzber. d. math. phys. Cl. d. Akad. d. Wiss. zu München, 1887, p. 61.

kern, wie E. Zacharias angiebt[1]), substanzärmer als die Zellkerne des umgebenden Gewebes bei den höheren Pflanzen erscheint, wird durch den Umstand erklärt, dass die Substanzmasse der Kernfäden in den Kernen der Sexualzellen vermindert wird.

Auch nach dem Vorausgehenden bleibt aber der Ausspruch von Sachs bei Recht bestehen, dass bei der Befruchtung der Eizelle etwas zugeführt wird, dessen sie zur Weiterentwicklung bedarf[2]). Wir sind aber zu dem Resultate gelangt, dass, von individuell bedingten Verschiedenheiten abgesehen, die Befruchtung auf einer Vereinigung gleicher Kernfäden beruht, deren Weiterentwicklung durch die Vermischung des Kernsaftes, um es kurz so auszudrücken, angeregt wird. Das Spermatozoon, das muss ich auch annehmen, ist vom Eikern in seiner Beschaffenheit verschieden, denn es deutet, nach Sachs's scharfer Formulirung, Verschiedenheit der Form immer auf Verschiedenheit der materiellen Substanz hin[3]). Diese verschiedene Beschaffenheit kommt aber dem Spermatozoon nur so lange zu, als es Spermatozoon bleibt; im Innern des Eies erfährt es rückläufige Veränderungen, die es der Substanz des Eikerns gleich machen. Je reifer die Köpfe der Spermatozoen von Salamandra sind, desto intensiver tingiren sie sich. Es muss also, schreibt Flemming, die Substanz des vollreifen Kopfes chemisch etwas verschieden von dem Chromatin des unreifen Kopfes sein. Auf blosse Verdichtung lässt sich diese Zunahme der Tinctionsfähigkeit nicht zurückführen,

---

1) Bot. Ztg., 1887, Sp. 372.

2) Vergl. Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, II. Auflage, 1887, p. 821.

3) Ebendas.

vielmehr liegt es, nach Flemming, aus verschiedenen Gründen nahe anzunehmen, dass es sich um einen Uebergang des Chromatins in einen Körper handelt, welcher irgend eine Annäherung zu den Lecithinen, Myelinen und Fetten bietet [1]). Diese Angaben Flemming's weisen also auf ganz bestimmte, durch die Beobachtung bereits geforderte, chemische Umwandlungen in der Substanz der Spermatozoen hin. Andererseits sind aber die zur Copulation gelangenden Kerne in den meisten Fällen in Aussehen und Reactionen völlig gleich, so dass auch die Anwendung der Sachs'schen Prämisse die Annahme gleicher Substanzen in denselben zulässt. Dies gilt freilich soweit nur, als die Mittel unserer Untersuchung reichen, die es ja auch nicht ermöglichen, dass wir Zellkerne verschiedener Pflanzen von einander dem Bau und der chemischen Zusammensetzung nach unterscheiden, während wir doch nothgedrungen eine stoffliche Verschiedenheit, ein verschiedenes Idioplasma, in denselben annehmen müssen.

Ich habe mich bereits in dem Abschnitt, der über die Zahl der Kernfäden handelt, dagegen ausgesprochen, dass dieser Zahl eine all zu grosse Bedeutung beigelegt werde. Wir fanden, dass diese Zahl gewissen Schwankungen in den Geweben unterliegen kann, ohne dass die Eigenschaften der Gewebe dadurch beeinflusst werden. Wirklich constant fanden wir die Zahl der Kernfäden nur in den generativen Zellen und glauben, dass dies in der That der einfachste Weg ist, auf dem eine Gleichheit der bei der Befruchtung zu vereinigenden Masse der Kernfäden erzielt wird. Dass aber in der Zahl selbst der Schwerpunkt nicht liegt, das

---

1) Weitere Beobachtungen über die Entwicklung der Spermatosomen bei Salamandra maculosa, Archiv f. mikr. Anat., Bd. XXXI, p. 85, 86.

zeigt schon der Umstand, dass nahe verwandte Pflanzen und Thiere so bedeutend in der Zahl der Kernfäden ihrer generativen Zellen abweichen können. Wir fanden bei Liliaceen in den generativen Zellen 8, 12, 16 und 24 Kernfäden, und Boveri giebt nur zwei Segmente für das Keimbläschen von Ascaris megalocephala, 24 für dasjenige von Ascaris lumbricoides an [1]).

Die Vereinigung einer gleichen Anzahl von Kernfäden bei der Befruchtung ist freilich bis jetzt nur für wenige Fälle erwiesen. Den Ausgangspunkt bildeten die Angaben von E. Van Beneden für Ascaris megalocephala [2]), wo je zwei Kernfäden vom Spermakern und Eikern geliefert werden. Eine eben solche Gleichheit für die Zahl der Kernfäden giebt Carnoy für andere Nematoden an: Spiroptera strumosa, Coronilla robusta, Filaroides mustelarum, Ophiostomum mucronatum, und zwar sollen bei Filaroides die beiden Kerne je 8, bei Spiroptera und Ophiostomum je 6, bei Coronilla je 4 Kernfäden liefern [3]). Da sich alle diese Daten auf Nematoden beziehen, so dürften Beispiele aus dem Pflanzenreich, wo Zahlengleichheit der Fäden in den copulirenden Zellkernen allgemein vorzuliegen scheint, nicht unwillkommen sein. Ja, diese letzteren Beispiele gewinnen um so mehr an Bedeutung, als sie einem ganz anderen Gebiete entnommen sind und daher die Vorstellung von einer allgemeineren Bedeutung der in Frage stehenden Erscheinung stützen. Wir haben gesehen, dass die Pollenmutterzellen von Lilium stets zwölf Kernfäden führen, und haben für zwei Liliaceen fest-

---

1) Zellen-Studien p. 14 und 68.

2) Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire, p. 310.

3) La cytodiérèse de l'oeuf in la Cellule, Bd. III, p. 69.

gestellt, dass die Zahl der Kernfäden der Pollenmutterzelle bis zur letzten Theilung des generativen Kerns im Pollenschlauch unverändert erhalten bleibt. Andererseits hat Guignard, ganz unabhängig von den hier in Betracht kommenden Fragen, erwiesen, dass die Zahl zwölf auch constant für die Kernfäden im Eiapparate von Lilium ist. Für Pflanzen wird sich aber die Zahlengleichheit der bei der Befruchtung zu vereinigenden Kernfäden nur auf dem hier betretenen, indirecten Wege nachweisen lassen, da die Kerne im Ruhestadium copuliren, wo eine Abzählung der Kernfäden nicht möglich ist. — Als sehr wahrscheinlich kann ich die Uebereinstimmung in der Zahl der Kernfäden auch für Orchideen bezeichnen. Zunächst sei an das, was völlig sicher ist, erinnert, dass sich nämlich Spermakern und Eikern während der Copulation bei den Orchideen vollständig gleichen. Ich habe das auf das Eingehendste für Orchis maculata, Gymnadenia conopsea und Himantoglossum hircinum festgestellt und kann auch auf meine früheren Abbildungen hinweisen [1]), welche dies schon zeigen. Wie bereits erwähnt wurde, sind Spermakern und Eikern während der Copulation meist gar nicht mehr zu unterscheiden, da auch ihre Kernkörperchen gleiche Grösse besitzen und augenscheinlich die Substanzmengen des Gerüstwerkes vollständig gleich sind. Das weist bereits auf eine gleiche Zahl von Kernfäden hin, die ich, den zahlreich vorgenommenen Zählungen nach, auf 16 schätzen möchte. Diese Zählungen wurden zunächst in den Pollenmutterzellen von Gymnadenia conopsea ausgeführt. Da sich die Pollenmutterzellen eines Faches fast alle zugleich in Theilung befinden, die aus jeder einzelnen Archesporzelle

1) Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang, Taf. II, Fig. 68 bis 71.

hervorgegangenen Pollenmutterzellen annähernd dasselbe Theilungsstadium aufweisen, so sind in dieser Beziehung die Bedingungen für die Beobachtung scheinbar günstig. Schwierigkeiten erwachsen aber aus dem theilweisen Contact der Elemente innerhalb der Kernplatte. Dieser Contact lässt sich auch durch Behandlung mit Eau de Javelle nicht aufheben. Am besten ist die Zählung noch in demjenigen Stadium auszuführen, das die Segmentpaare getrennt von einander an der Kernwandung zeigt. Da gelang es auch mit Eau de Javelle, die Segmentpaare in den mit Alcohol fixirten Präparaten noch weiter auseinander zu treiben. Nicht wesentlich bequemer war die Zählung der Segmente in den progamen Zellkernen von Gymnadenia conopsea, wohl aber gelingt sie unschwer in den progamen Zellkernen von Cypripedium. Ich benutzte Cypripedium barbatum für die Untersuchung und fixirte das Material unmittelbar mit Essigsäure-Jodgrün. Die Cypripedien besitzen bekanntlich isolirte Pollenkörner, die sich durch Rollen in die gewünschte Lage somit bringen lassen; ausserdem haben sie relativ grosse Zellkerne aufzuweisen. Dass die progamen Zellkerne sechzehn Segmente führen, konnte ich hier auf das Bestimmteste nachweisen. Die Zahl 16, zu der ich gelangte, wird auch von Guignard für verschiedene Orchideen als wahrscheinlich angegeben [1]), so dass dieselbe in dieser Familie zum mindesten sehr verbreitet sein muss. — Um für die Embryosackkerne zu einem einigermaassen sicheren Resultate zu gelangen, mussten Tausende von Samenknospen bei sehr starker Vergrösserung durchgesehen werden. Ich wandte vornehmlich Alcohol-Material, doch auch mit Chromessigsäure fixirte Samenknospen an, die mit Safranin respective

1) Nouvelles recherches, p. 354.

Hämatoxylin tingirt, mit Origanumöl aufgehellt und in Canadabalsam eingebettet waren [1]). Die Zählungen lassen sich noch am besten an den Kernplatten der Tochterkerne vornehmen, die aus der Theilung des primären Embryosackkerns hervorgegangen sind. Diese Tochterkerne, welche die beiden Enden des Embryosacks einnehmen, theilen sich in einer zur Längsaxe des Embryosacks mehr oder weniger schrägen, ja selbst senkrechten Lage, so dass man polare Ansichten der Kernplatten leichter erhalten kann. Als Mittel der zahlreichen Zählungen ergab sich dann auch hier die Zahl von 16 Segmenten. — Sicher ist, dass diese Zahl weit höher im Keimkern und den folgenden Kernen der Embryonalanlage wird. Ich bin zwar nicht in der Lage, bestimmt anzugeben, dass es sich dort um 32 Kernfäden handelt, doch darf ich diese Zahl als wahrscheinlich bezeichnen. — Sehr erwünscht erschien es mir, die Uebereinstimmung der Segmentzahl in den generativen Zellen auch auf die Gattung Allium auszudehnen, die nur acht Segmente in den Kernplatten der Pollenmutterzellen führt. Ich wählte Allium fistulosum zur Beobachtung. Die grossen Schwierigkeiten, welche die Untersuchung hier zu überwinden hatte, liessen sich nur durch einen sehr bedeutenden Zeitaufwand heben. Ich stellte aufeinanderfolgende Querschnitte durch entsprechend junge Fruchtknoten dar, welche die Embryosäcke in etwas schräger Richtung trafen. Als der relativ günstigste Kern für die Zählung ergab sich alsbald derjenige des Archespors (der Embryosackmutterzelle), so dass ich schliesslich ganz vorwiegend auf diesen meine Aufmerksamkeit richtete. Die Zählung ergab in einer ganzen Anzahl von

---

1) Vergleiche das Nähere über diese Behandlungsweise in Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang, p. 56.

Fällen unzweifelhaft die Zahl acht. Sie liess sich unschwer an den Segmentpaaren während ihrer Vertheilung an der Kernwandung, noch besser in der Kernplatte, innerhalb der Kernspindel, vornehmen. Die Anzahl der Segmente wird hier bereits in dem Archesporkern fixirt, während die umgebenden Gewebezellen der Samenknospen sechzehn Segmente in ihren Kernen aufweisen. Das Bild welches der Archesporkern, zur Zeit wo die Kernfäden sich an die Kernwandung zurückziehen und die Längsspaltung erfahren, bietet, gleicht auffallend dem Bilde, das Guignard für das nämliche Stadium des Mutterkerns der Pollenmutterzellen von Allium ursinum entwarf [1]). Die Kernspindel, die aus dem Archesporkern hervorgeht, ist bedeutend gestreckt und erinnert in dieser Beziehung an die Kernspindeln, die Guignard für den primären Embryosackkern von Lilium-Arten abgebildet hat [2]). Die acht Doppelsegmente in der Kernplatte zeigen sich ganz ähnlich angeordnet, wie innerhalb der Kernplatte, die aus dem Mutterkern der Pollenmutterzellen derselben und anderer Allium-Arten hervorgeht [3]). — Auch bei einer dicotylen Pflanze, dem Helleborus foetidus, ist es mir nach Durchmusterung unzähliger Querschnitte durch entsprechend junge Fruchtknoten gelungen, die Zahl der Kernfäden im Archesporkern festzustellen. Diese Zahl war auch hier am besten im lockeren Knäuelstadium, zur Zeit der an der Kernwandung vertheilten Segmentpaare, zu gewinnen, sie beträgt zwölf, ganz ebenso wie in den Pollenmutterzellen.

Nach alledem darf es wohl als sehr wahrscheinlich gelten,

---

1) Nouvelles recherches, Taf. 18, Fig. 75.

2) Ebenda, Taf. 15, Fig. 6, 7, 10.

3) Vergl. die Abbildung von Guignard für Allium ursinum, l. c., Taf. 18, Fig. 77.

dass eine gleiche Anzahl von Kernfäden bei den höheren Pflanzen im Befruchtungsvorgang zur Vereinigung kommt.

Daraus folgt freilich nicht, dass eine solche Gleichheit im ganzen organischen Reiche nothwendig sein sollte. Ja, es giebt bereits Beobachtungen, welche direct gegen eine solche Verallgemeinerung sprechen und nothwendig die Annahme ungleicher Zahlen und einer ungleichen Substanzmenge der sich vereinigenden Kernfäden verlangen. Als auf ein extremes Beispiel möchte ich hier nur auf Arion empiricorum hinweisen. Nach Platner[1]) werden dem relativ segmentreichen Eikerne nur zwei Segmente vom Spermakern geliefert, und giebt Platner auch an, dass sich dann weiter „zwei der Karyosomen des Furchungskerns durch ganz charakteristisches Verhalten von allen übrigen unterscheiden, wodurch man zu der Annahme berechtigt wird, dass man es hier mit den beiden Spermaelementen zu thun hat“ [2]). Auch in der Kernplatte der Furchungsspindel sollen im Resultat nur vier Segmentpaare auf den Spermakern zurückzuführen sein und einer weit höheren Zahl vom Eikern stammender Segmente sich zugesellen [3]). Nach einiger Zeit sind aber alle diese Segmente von einander nicht mehr zu unterscheiden.

Um eine gleiche Einwirkung beider Eltern auf das Kind auch in einem solchen Falle, wie ihn Arion empiricorum bietet, zu ermöglichen, müssten verschieden starke Potenzen den zur Vereinigung kommenden Substanzen innewohnen. Oder es müsste angenommen werden, dass in den ungleichen Mengen

1) Ueber die Befruchtung bei Arion empiricorum, Archiv für mikr. Anat., 1886, Bd. XXVII, p. 32.

2) l. c. p. 55.

3) l. c. p. 56, 66.

der von den beiden Eltern gelieferten Substanz doch gleiche Mengen von Idioplasma vertreten seien. Die gleiche Structur der zur Vereinigung kommenden Elemente spricht gegen eine solche Voraussetzung, es erscheint mir vielmehr weit einfacher anzunehmen, dass Vater und Mutter in ungleichem Maasse an der Zeugung des Kindes betheiligt seien. Der Einfluss der Mutter würde in solchen Fällen dominiren, ihr vorwiegend die Uebertragung erblicher Eigenschaften auf das Kind zufallen. Es ist ja wohl denkbar, dass auch dieser Weg der Vererbung, welcher die Mutter zur vorwiegenden Trägerin der erblichen Eigenschaften macht, in der Natur eingeschlagen worden sei. Bei hermaphroditen Organismen, die gleichzeitig als Vater und Mutter fungiren, würde diese Art der Befruchtung in ihren Ergebnissen wenig von der andern abweichen; aber auch bei getrenntgeschlechtlichen Organismen bliebe eine solche ungleiche Betheiligung der Eltern an der Zeugung des Kindes für den Bestand der Species ohne tiefgreifende Bedeutung. Nur der Einfluss der durch die männlichen Individuen neu erworbenen Eigenschaften wäre entsprechend geschwächt. Bastardirungsversuche könnten eventuell bei solchen Organismen interessante Ergebnisse liefern. In gewisser Beziehung würde sich eine solche Befruchtungsart der parthenogenetischen Entwicklung um einen Schritt nähern. — Hervorgehoben muss aber gleich werden, dass nicht überall, wo der Spermakern bei seiner Vereinigung mit dem Eikern kleiner als jener erscheint, auf ungleiche Mengen der Geschlechtsproducte ohne weiteres geschlossen werden kann. Ist nämlich der Spermakern bei seiner Vereinigung mit dem Eikern noch im Knäuelstadium, der Eikern aber im Ruhestadium, so wird ersterer naturgemäss dem letzteren an Grösse nachstehen, auch wenn die Substanzmenge der Fäden in beiden Kernen gleich ist.

Alle sicheren Beobachtungen im Thier- und Pflanzenreiche haben übereinstimmend bis jetzt ergeben, dass normaler Weise nur ein Spermatozoon, respective ein einziger generativer Zellkern die Befruchtung vollzieht. Solche Objecte, bei welchen die Möglichkeit nicht ausgeschlossen ist, dass mehrere Spermatozoen normaler Weise in die Bildung des Spermakerns eingehen, sind somit nach den andern sichergestellten zunächst zu beurtheilen. Dieses ist um so nothwendiger, als thatsächlich Fälle von Polyspermie als normale Erscheinungen nachgewiesen sind, in welchen aber die überzähligen Spermatozoen eine sofortige Auflösung erfahren. Beim Neunauge [1]) dringt nur ein bevorzugtes Spermatozoid mit Kopf und Schwanz am animalen Pole des Eies in das Polplasma ein. Dann bohren sich aber, im Bereich des Polplasma, noch zahlreiche andere Spermatozoen durch die Eihülle hindurch und quellen die Köpfe derselben, ganz oder zum Theil, zu hyalinen Tropfen, die an der inneren Seite der Eihaut zu finden sind. Dann erscheint an dieser Stelle ein zapfenförmiger, hyaliner Fortsatz des Eiplasma, tritt in Contact mit den inneren Flächen der Eihaut, nimmt die sich lösenden Spermatropfen auf und zieht sich zurück.

Aus dem Umstande, dass bei der Copulation von Zellkernen die Kernfäden ihre Selbständigkeit behalten und ihre Zahl somit anwächst, und zwar meist auf das Doppelte anwachsen muss, erklärt sich zur Genüge die Tendenz, die Zahl

1) C. Kupfer und B. Benecke, Der Vorgang der Befruchtung am Ei der Neunaugen, 1878, und Kupfer, Ueber active Betheiligung des Dotters am Befruchtungsakte bei Bufo variabilis und vulgaris, Stzbr. d. math. phys. Cl. der K. b. Akad. d. Wiss. zu München, 1882, p. 608; vergl. auch A. A. Boehm, Ueber die Befruchtung des Neunauges, Stzbr. d. math. phys. Cl. d. k. b. Akad. d. Wiss. zu München, 1887, p. 54.

der Kernfäden in den generativen Zellen zuvor herabzusetzen. Diese Zahlenveränderung scheint aber doch nicht überall zu erfolgen, wenigstens bei den Pflanzen nicht, so dass der Keimkern öfters mit einer relativ sehr grossen Zahl von Kernfäden versehen wird. Diese Zahl kann aber, unseren übrigen Erfahrungen nach, in den Geweben der Pflanzen weiterhin eine allmähliche, oder wohl auch eine plötzliche Verminderung erfahren. Ich habe an anderer Stelle schon erwähnt, dass Boveri eine plötzliche Reduction der Kernsubstanz durch Ausstossung eines Theiles derselben für Ascaris megalocephala angiebt. Diese Reduction der Substanzmenge ist dort aber mit einer Vermehrung der Zahl der entsprechend viel kleiner werdenden Segmente verbunden. Nur die eine Zelle der Blastula, welche die Kernfäden in ursprünglicher Zahl und Masse fortführt, dürfte nach Boveri berufen sein, die Geschlechtszellen des Wurmes weiterhin zu bilden [1]).

Die neueren Untersuchungen über mitotische Kerntheilung haben zur Genüge die grosse Selbständigkeit des Kernfadens erwiesen; entgegen einer zu extremen Betonung dieser Selbständigkeit muss aber, wie ich es in einem früheren Abschnitt schon gethan, an die Entwicklungsgeschichte der Spermatozoen erinnert werden. Wie zuerst v. la Valette St. George [2]) gezeigt, wird der Kern der Samenzellen bei Thieren zum Kopf des Samenfadens. Flemming [3]) entwickelte dann

---

1) Ueber Differenzirung der Zellkerne während der Furchung des Eies von Ascaris megalocephala, Anatomischer Anzeiger, II. Jahrg., 1887, p. 692.

2) Ueber die Genese der Samenkörper, Arch. f. mikr. Anat., Bd. XII, p. 820.

3) Beiträge zur Kenntniss der Zellen und ihrer Lebenserscheinungen, II. Theil, Archiv f. mikr. Anat., Bd. XVIII, 1880, p. 243, und neuerdings, Weitere Beobachtungen über die

des Näheren, dass es das „chromatische Fadenwerk“ sei, welches in die Bildung des Kopfes bei Salamandra eingehe. Das „chromatische Fadenwerk“ verdichtet sich nach Flemming und wird schliesslich compact. Der Kern streckt sich bei diesem Vorgang, die deutlich unterscheidbare Scheide desselben geht aus der Kernwandung hervor. Es unterliegt nach dieser Schilderung und der Betrachtung der entsprechenden Figuren nicht dem Zweifel, dass die Kernfäden bis zur Ununterscheidbarkeit im Spermatozoen-Kopf verschmelzen. Dasselbe lehren die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen bei den Muscineen und Gefässkryptogamen [1]). Wie ich selbst für die Farnkräuter angeben kann, tritt der Kern der Samenzelle dort in das lockere Knäuelstadium, er stülpt sich dann einseitig ein und streckt zum Bande. Dabei verschmelzen die zuvor deutlich unterscheidbaren Kernfäden schliesslich bis zur Unkenntlichkeit mit einander und bilden das für unsere optischen Hilfsmittel homogene Band. Nach Zacharias lässt sich um dieses homogene Band mikrochemisch eine Hülle nachweisen, die er als Cytoplasmarest deutet. — Es verschmelzen also die Kernfäden sowohl bei Thieren als

---

Entwicklung der Spermatosomen bei Salamandra maculosa. Ebendas., Bd. XXXI, 1887, p. 81.

1) Vergl. unter den zahlreichen Arbeiten von Schmitz, Goebel, E. Zacharias, Belajeff, Carnoy, Berthold, Campbell, Buchtien, welche alle den Nachweis des Ursprungs dieser Spermatozoen aus dem Zellkern führen, besonders die Angaben von E. Zacharias, Beiträge zur Kenntniss des Zellkerns und der Sexualzellen, Bot. Ztg. 1887, Sp. 355, und von Douglas H. Campbell, Zur Entwicklungsgeschichte der Spermatozoiden, Ber. d. deut. Bot. Gesellsch., 1887, p. 120, die sich auch mit den hier in Frage stehenden Veränderungen des Kerninhalts befassen.

auch bei Pflanzen mit einander, um den Körper der Spermatozoen aufzubauen. Im Innern des Eies treten aber, wie für thierische Spermatozoën wenigstens erwiesen ist, rückläufige Veränderungen ein, und die Kernfäden finden sich schliesslich getrennt in dem Spermakern wieder.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I.

Fig. 1—38. Spirogyra polytaeniata.

Vergr. 540.

Nach Chromsäure-Safranin-Präparaten.

Fig. 1. Ruhender Zellkern, von der Seite gesehen, im optischen Durchschnitt.

Fig. 2. Ruhender Zellkern, von den Endflächen gesehen, im optischen Durchschnitt.

Fig. 3 u. 4. Breiter werdende, in die Prophase der Theilung eintretende Zellkerne, von der Seite. In Fig. 4 die beginnende Ansammlung von Körnchen im protoplasmatischen Wandbeleg der Zelle angedeutet.

Fig. 5. Ein etwas fortgeschrittenerer Zustand der Prophase von der Endfläche aus gesehen.

Fig. 6. Ein noch fortgeschrittenerer Zustand von der Seite. Die Anlage des Zellplatten-Ringes im protoplasmatischen Wandbelege der Zelle angedeutet.

Fig. 7. Der entsprechende Zustand von den Endflächen aus gesehen.

Fig. 8. Die beginnende Zurückziehung der Kernfäden nach der Aequatorialebene zeigend, so auch die beginnende Cytoplasmaansammlung am Kern. In Seitenansicht.

Fig. 9 bis 14. Die fortschreitende Verkürzung und Verdickung der Fäden und deren Zurückziehung auf die Aequatorial-

ebene, so auch die fortwährende Abflachung des Kerns und die Differenzirung des an seinen Endflächen sich ansammelnden Cytoplasma zu Spindelfasern zeigend. In Seitenansicht.

Fig. 15 a. Die Ergänzung der Spindelfasern innerhalb der Kernhöhle, bis an die Kernplatte, bei noch erhaltener Kernwandung zeigend. Die Längsspaltung der Kernfäden deutlich. In Seitenansicht.

Fig. 15 b. Derselbe Zellkern von der Endfläche aus, bei Einstellung über und auf die Zellplatte. Die Spindelfasern präsentiren sich als Punkte.

Fig. 16. Etwas weiter fortgeschrittener Zustand als wie in Fig. 15. Die von den Spindelfasern durchsetzte Kernwandung in Auflösung.

Fig. 17. Fertige Kernspindel und Kernplatte. Die Kernwandung geschwunden. Seitenansicht.

Fig. 18 a. Fertige Kernspindel und Kernplatte in Seitenansicht.

Fig. 18 b. Dasselbe Präparat wie in 18 a von der Endfläche aus, bei Einstellung auf die Kernplatte.

Fig. 19 u. 20. Das beginnende Auseinanderweichen der beiden Kernplattenhälften zeigend. In Seitenansicht.

Fig. 21. Fortschreitendes Auseinanderweichen der beiden Kernplattenhälften, a. in Seitenansicht, b. in schräger Terminalansicht bei verschiedener Einstellung.

Fig. 22 bis 25. Die Tochterkernanlagen werden immer weiter auseinandergedrängt, der Verbindungsschlauch tonnenförmig erweitert, die Verbindungsfäden auf wenige reducirt. In Seitenansicht.

Fig. 26. Die Tochterkernanlagen haben eine Kernwandung erhalten und beginnen sich zu vergrössern; der Verbindungsschlauch wird linsenförmig, die beiden Tochterkernanlagen dadurch genähert. In Seitenansicht; die nach aussen gewölbten Verbindungsfäden bei verschiedener Einstellung.

Fig. 27 u. 28. Die fortschreitende Vergrösserung der Tochterkerne zeigend. Die Kernfäden strecken sich und zeigen queren Verlauf.

Fig. 29. Aehnlicher Entwicklungszustand wie in Fig. 28, von der Endfläche aus gesehen, bei verschiedener Einstellung.

Der Umriss des linsenförmigen Verbindungsschlauches angegeben, sowie die Zeichnung seiner Oberfläche angedeutet.

Fig. 30. Weiterer Entwicklungszustand der Tochterkerne und des Verbindungsschlauches, von der Seite.

Fig. 31. Noch älterer Entwicklungszustand schräg von der Endfläche bei verschiedener Einstellung. Die Bildung der Kernkörperchen beginnt in den Kernanlagen. Der Verbindungsschlauch hatte bereits den Zellplattenring erreicht und dieser blieb am Verbindungsring haften, als derselbe durch Druck auf die Zelle aus seiner Lage gebracht wurde. Links unten an der Kante des Verbindungsschlauches ist ein Theil des Zellplattenringes zu sehen.

Fig. 32. Die Bildung der Kernkörperchen ist noch weiter fortgeschritten als in der vorhergehenden Figur; der Verbindungsschlauch hat eben den Zellplattenring erreicht; die in letzteren tauchende Ringleiste der Scheidewand ist angegeben. In Seitenansicht, bei verschiedener Einstellung, so dass auch die zarte Zeichnung der Oberfläche des Verbindungsschlauches angedeutet wurde.

Fig. 33. Die Zellkerne annähernd in demselben Entwicklungszustand wie in Fig. 32. Der Querdurchmesser des Verbindungsschlauches aber bedeutend geringer. Der Zellplattenring an demselben haftend und an einer Stelle zu sehen. Schräg von der Endfläche aus, bei wechselnder Einstellung.

Fig. 34. Noch älterer Zustand als in Fig. 33. Ein Kernkörperchen bedeutend grösser geworden. Der Verbindungsschlauch in ungewohnter Weise in der Richtung der Suspension umgebrochen. In Seitenansicht.

Fig. 35. Nächstfolgendes Stadium, das gewohnte Verhalten zeigend. In Seitenansicht, bei verschiedener Einstellung des Verbindungsschlauches, die Zeichnung seiner Oberfläche, sowie das Anhaften des Zellplattenringes zeigend.

Fig. 36. Nur noch ein grosses Kernkörperchen ist vorhanden, der Verbindungsschlauch sehr verkleinert. In Seitenansicht, bei verschiedener Einstellung des Schlauches, so dass die Zeichnung seiner Oberfläche und der anhaftende Zellplattenring angegeben sind.

Fig. 37. Aehnlicher Entwicklungszustand wie in Fig. 36, von der Endfläche aus, im optischen Durchschnitt.

Fig. 38. Die Zellkerne annähernd fertig gestellt, die Bildung der Scheidewand vollendet, der Verbindungsschlauch von derselben durchschnitten. In Seitenansicht.

Fig. 39. Spirogyra nitida.

Copie aus Flemming's Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung, p. 319, Fig. 6.

Fig. 39. Ein Kern im Stadium der Kernplatte mit deutlich erhaltener Kernwandung und innerhalb der Kernhöhle ausgebildeter Kernspindel. Seitenansicht.

Fig. 40. Spirogyra sp.

Copie nach E. Tangl: Ueber die Theilung der Kerne in Spirogyra-Zellen, Taf. II, Fig. 24.

Fig. 40. Hantelförmige Gestaltung des Verbindungsschlauches unter dem Druck der vordringenden Scheidewand. 657mal vergrössert. Seitenansicht.

Tafel II.

Fig. 1—22. Fritillaria imperialis.

Die Figuren 8—19 sind der ersten Zelllage des eben angelegten Endosperms, die Figuren 1—4, 20—22 einer älteren Endospermanlage, die Figuren 5—7 dem protoplasmatischen Wandbeleg entnommen.

Die Figuren 6, 8—22 entstammen mit Alcohol fixirten, mit Safranin gefärbten Präparaten, die Figuren 1, 3, 4 mit Chromosmiumessigsäure fixirten, mit Hämatoxylin gefärbten Präparaten.

Die Figuren 1—20 sind 1000mal, die Figuren 21 u. 22 240mal vergrössert.

Fig. 1. Ruhender Zellkern im optischen Durchschnitt.

Fig. 2. Kern im lockeren Knäuelstadium schräg vom Polfeld aus gesehen, nur die peripherisch verlaufenden Kernfäden bei veränderter Einstellung bis zur halben Höhe des Kerns eingetragen.

Fig. 3. Kern vom Polfeld aus gesehen, in demselben Stadium und ebenso dargestellt wie Fig. 2.

Fig. 4 u. 5. Kerne im lockeren Knäuelstadium, in Seitenansicht, nur die peripherisch verlaufenden Kernfäden bei veränderter Einstellung gezeichnet.

Fig. 6. Kern bei beginnender Umlagerung zur Kernplatte, im Fächerstadium. Seitenansicht.

Fig. 7. Kern in der Umlagerung zur Kernplatte; Fächerstadium; etwas weiter als Fig. 6 fortgeschritten. Seitenansicht.

Fig. 8. Metaphase, die fast vollzogene Trennung und Umlagerung der secundären Segmente zeigend.

Fig. 9—13. Das Auseinanderweichen der secundären Segmente, die Anlage der Tochterkerne, sowie das Verhalten der Kernspindel, der primären und secundären Verbindungsfäden zeigend.

Fig. 14. Die eine Tochterkernanlage während der Einkrümmung der polaren Schenkelenden.

Fig. 15. Bildung der Kernwandung um die Tochterkernanlagen; fortschreitende Bewegung der tingirbaren Bestandtheile des Kernsaftes gegen die Aequatorialebene; weitere Differenzirung der secundären Verbindungsfäden.

Fig. 16—18. Grössenzunahme der Tochterkerne; Ausbildung des Kernlumens und der Kernkörperchen; Anlage und Ausbildung der Zellplatte.

Fig. 19. Bildung der Membran aus der Zellplatte; Zurückziehung der Verbindungsfäden von dieser Membran; Ausprägung des Verbindungsschlauches.

Fig. 20. Der Zellplattenring in polarer Ansicht. Das Bild bei verschiedener Einstellung gezeichnet und zwar zunächst der obere Zellkern in der Polfeld-Ansicht, die peripherischen Kernfäden weiter bis zur halben Höhe dieses Zellkerns, dann die Oberfläche des Verbindungsschlauches bis zur Aequatorialebene und bei letzter Einstellung auch der Umriss der Endospermzelle.

Fig. 21. Der Verbindungsschlauch hat an der einen Seite die Mutterzellwand erreicht, an der andern Seite führt er noch den Zellplattenring.

Fig. 22. Der Verbindungsschlauch hat die Mutterzellwand allseitig erreicht und sich in einzelne Plasmastränge aufgelöst. Die Scheidewandbildung ist vollendet.

Fig. 23. Lilium bulbiferum.
Vergr. 1000.

Fig. 23 a u. b. Ein Mutterkern der Pollenmutterzelle im lockeren Knäuelstadium mit Eau de Javelle behandelt, bis zu einem gewissen Grade der Quellung gebracht, dann mit Bismarckbraun tingirt und in Glycerin aufbewahrt. Bei a vom Polfeld bis zur halben Höhe, bei b von der halben Höhe bis zur Gegenpolseite gezeichnet.

Fig. 24—27. Hyacinthus orientalis.
Aus der ersten Zellschicht des eben angelegten Endosperms.
Nach Alcohol-Safranin-Nelkenöl-Dammarlack-Präparaten.
Die Figuren 24 u. 25 sind 1000mal, die Figuren 26 u. 27 400mal vergrössert.

Fig. 24. Die Nucleolarsubstanz als stark lichtbrechende Masse in der Kernhöhle an der Gegenpolseite angesammelt.

Tafel III.

Fig. 25—27. Die Zahl und Grösse der Nucleolen in den beiden Schwesterkernen durchaus entsprechend. Zugleich die seitliche Ausdehnung des Verbindungsschlauches und eine Annäherung der beiden Schwesterkerne zu constatiren. In den Figuren 26 u. 27 die Endospermzellen mit gezeichnet.

Fig. 28—30. Lilium bulbiferum.
Fig. 28 u. 29 aus dem Mark, Fig. 30 aus der Gefässbündelanlage eines in Entwicklung begriffenen Blüthenstieles.
Nach Alcohol-Safranin-Nelkenöl-Dammarlack-Präparaten.
Vergr. 1000.

Fig. 28. Eine Kernspindel mit segmentarmer Kernplatte an einer Gegend des Markes, in der die Zelltheilungen im Erlöschen waren. Die Zellmembranen sind verquollen.

Fig. 29. Eine Zelle des Markes in der Scheidewandbildung. Der Verbindungsschlauch stark gedehnt, die Kerne der jungen Membran anliegend, letztere, soweit als fertig gestellt, gequollen, die beiden Hautschichten hierdurch aneinander gedrängt. Rechts im Verbindungsschlauch der Zellplattenring. Die Membran der Mutterzelle verquollen.

Fig. 30. Der Zellkern theilt sich innerhalb der schmalen Zelle in schräger Lage.

Fig. 31 u. 32. Hyacinthus orientalis.
Aus dem protoplasmatischen Wandbeleg des Embryosackes.
Nach Alcohol-Safranin-Nelkenöl-Dammarlack-Präparaten.
Vergr. 1000.

Fig. 31 u. 32. Die auf das lockere Knäuelstadium folgende Umlagerung der Kernfäden zur Kernplatte zeigend, und zwar in beiden Fällen parallel dem Polfelde.

Fig. 33. Dictamnus albus.
Aus dem protoplasmatischen Wandbeleg des Embryosacks.
Nach einem Alcohol-Safranin-Nelkenöl-Dammarlack-Präparate.
Vergr. 1000.

Fig. 33. Sehr stumpfe Kernspindel, deren Fasern einzeln frei endigen.

Fig. 34. Allium odorum.
Aus dem jungen Endosperm.
Nach einem Alcohol-Safranin-Nelkenöl-Dammarlack-Präparate.
Vergr. 1000.

Fig. 34. Vielpolige Kernspindel mit sehr segmentreicher Kernplatte.

Fig. 35. Lilium bulbiferum.
Vergr. 1000.

Fig. 35. Pollenmutterzelle mit Mutterkern durch Eau de Javelle bis zu einem bestimmten Grade der Quellung gebracht, hierauf mit Bismarckbraun gefärbt und in Glycerin aufbewahrt. Der Kern im Augenblicke des Uebergangs in das lockere Knäuelstadium, die sich an die Kernwandung zurückziehenden Kernfäden zeigend. Nur diejenigen Kernfäden, respective Theile derselben, sind gezeichnet, die im optischen Durchschnitt des Kerns zu sehen waren.

Fig. 36 u. 37. Helleborus foetidus.
Vergr. 1000.

Fig. 36. Mutterkern der Pollenmutterzelle nach Behandlung des frischen Materials mit Essigsäure-Jodgrün, a die Polseite, b die Gegenpolseite. In die erste Figur wurden die Kernfäden der oberen, in die zweite diejenigen der unteren Kernhälfte eingetragen. Zwei Segmentpaare befinden sich sowohl in dem oberen wie in dem unteren Bilde.

Fig. 37. Die Tochterkerne der Pollenmutterzelle nach Behandlung des frischen Materials mit Essigsäure-Jodgrün. Das Kernkörperchen im Polfeld der Tochterkerne.

Fig. 38. Sambucus nigra.
Vergr. 1000.
Nach einem Alcohol-Safranin-Nelkenöl-Dammarlack-Präparat.

Fig. 38. Schwesterkerne mit Verbindungsfäden aus dem jungen Endosperm, trotz geringer Grösse des Objectes sehr deutlich die Elemente der Zellplatte als Verdickungen der Verbindungsfäden zu erkennen gebend.

Fig. 39–52. Leucojum aestivum.
Aus dem protoplasmatischen Wandbeleg der Embryosäcke.
Nach mit Fuchsin-Jodgrün tingirten Präparaten. Diese Tinction lässt sehr deutlich die Cytoplasmastructuren hervortreten, giebt hier aber keine scharfen Kernbilder.
Vergr. 540.

Fig. 39. Ein Kern im lockeren Knäuelstadium vom Rand des zerrissenen Präparats. Das umgebende Cytoplasma hat sich von der Kernwandung getrennt. Der Kern mit Ausnahme des frei gewordenen Randes von Cytoplasma umhüllt.

Fig. 40. Ein Kern im lockeren Knäuelstadium mit gleichmässiger Cytoplasmaansammlung.

Fig. 41. In dem angesammelten Cytoplasma beginnen sich zwei Pole zu differenziren.

Fig. 42. Weitere Differenzirung dieser Pole. Das den Kern umgebende Cytoplasma wird längsstreifig. Der Kern im lockeren Knäuelstadium, noch mit Kernwandung.

Fig. 43. Drei Pole haben sich im umgebenden Cytoplasma ausgebildet. Der Kern ohne Wandung, in der Umlagerung zur

Kernplatte begriffen; die Anordnung der Kernfäden deutlich von den drei Polen beeinflusst.

Fig. 44. Der Kern in der weiteren Umlagerung zur Kernplatte begriffen, innerhalb der Cytoplasmaspindel.

Fig. 45. Eben solcher Zustand in einer dreipoligen Cytoplasmaspindel.

Fig. 46 u. 47. Fertigstellung der Kernspindel und Kernplatte.

Fig. 48. Diasterstadium. Die Verbindungsfäden sind in der Aequatorialebene durchbrochen, doch nur in Folge der Fixirung.

Fig. 49. Nächstfolgender Zustand der Tochterkernanlagen. Die Spindelpole sind im Schwinden begriffen, eine Strahlung im angrenzenden Cytoplasma zu sehen.

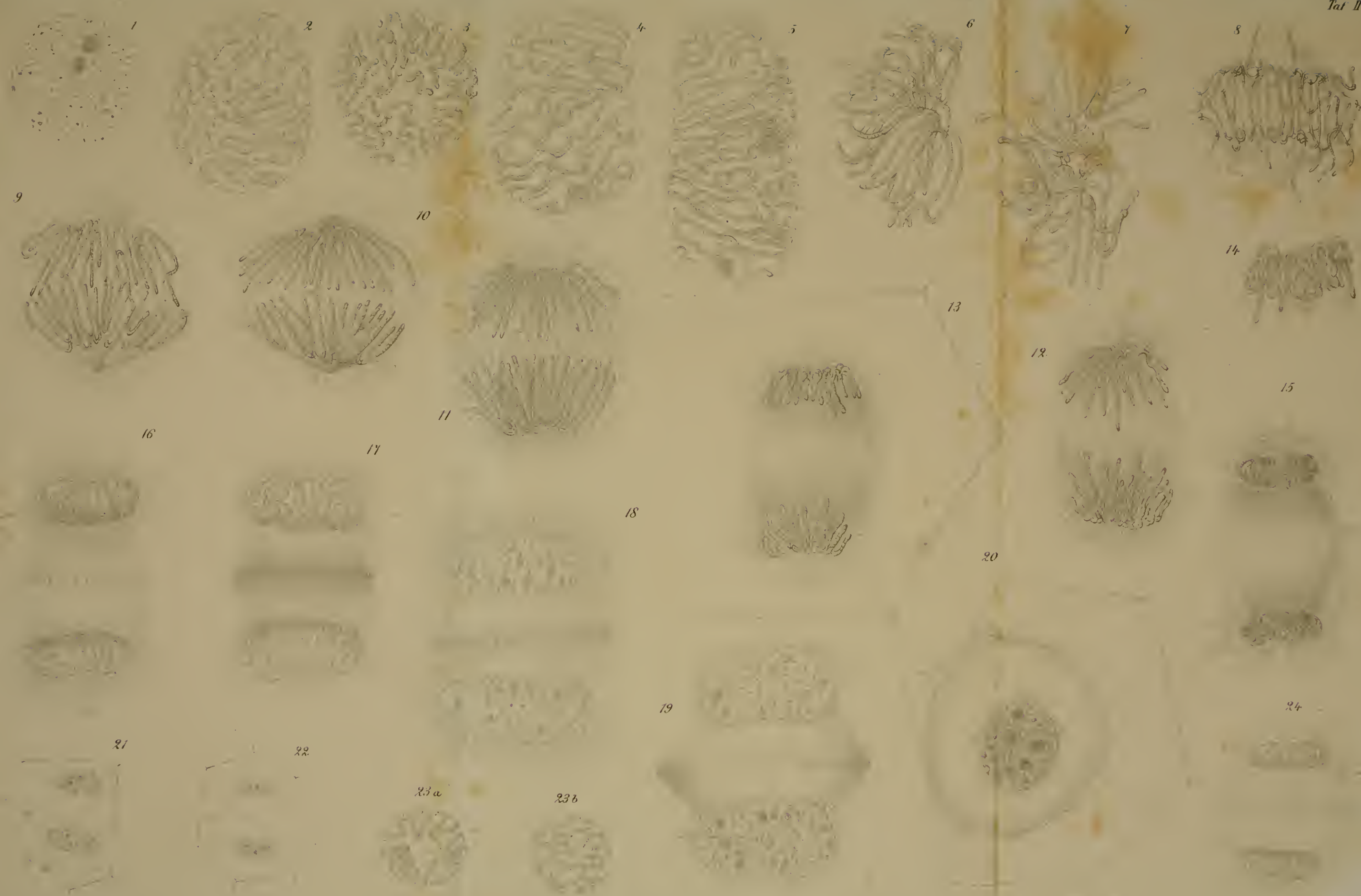
Fig. 50. Ausbildung des lockeren Knäuelstadiums in den Tochterkernen. Die Substanz der Spindelpole hat sich vertheilt. Die Strahlung an der Polseite der Kerne ist sehr deutlich. Die Verbindungsfäden auch hier in Folge der Fixirung durchbrochen.

Fig. 51 u. 52. Weitere Stadien der Ausbildung der Tochterkerne. Die Verbindungsfäden haben sich verdickt und von den Tochterkernen zurückgezogen. Sie sind gut fixirt worden und zeigen in Fig. 52 bereits die Anlage der Zellplatte.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 429



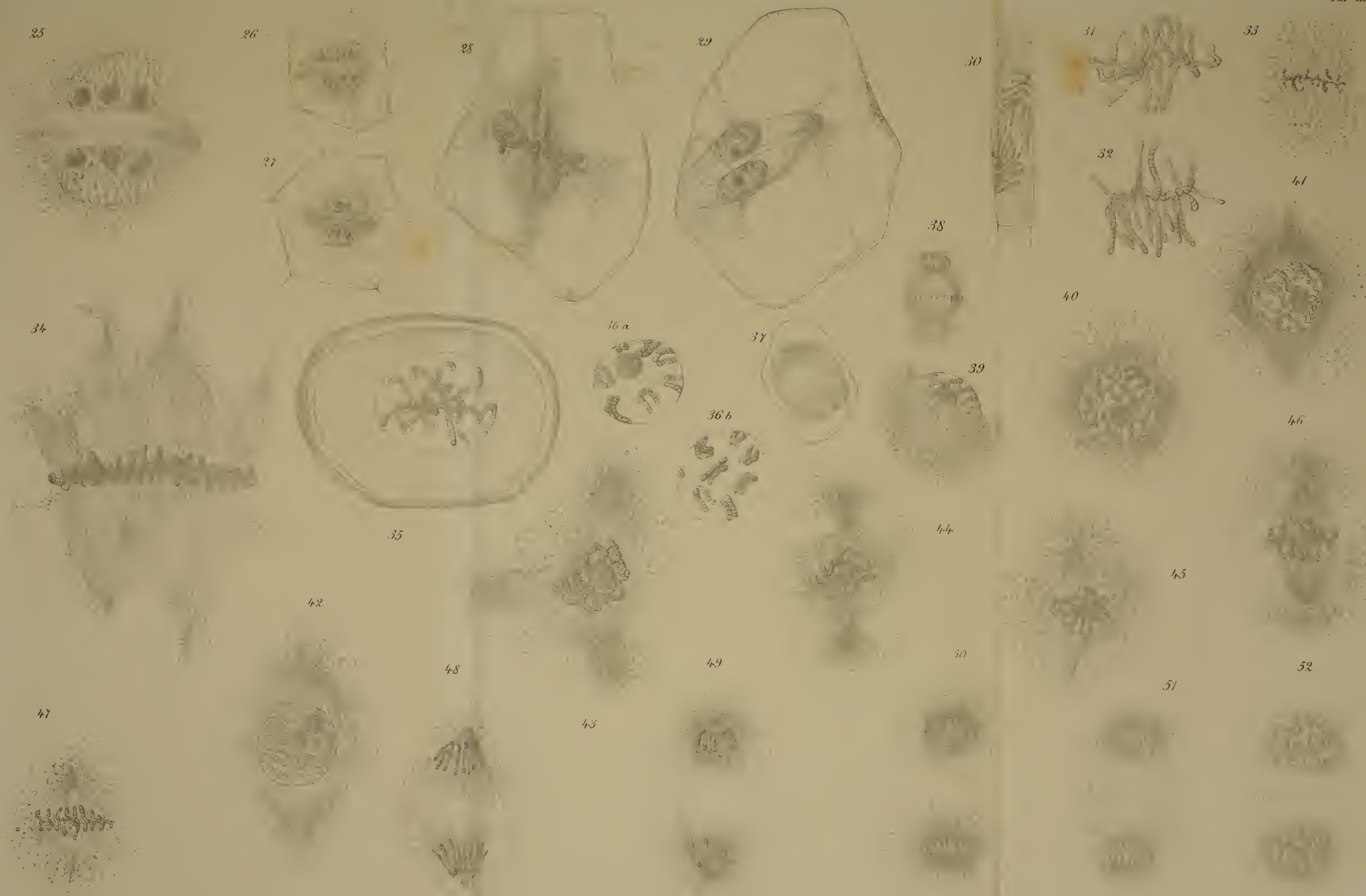
Ed. Strasburger ad nat. del.



Ed. Strasburger ad nat. del.

E. Laue lith.

Verlag von Gustav Fischer in Jena



Ed. Strasburger ad nat. del.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

W. M. Wheeler
May 8, '89

Ueber

Kern- und Zelltheilung

im Pflanzenreiche,

nebst einem Anhang über Befruchtung.

Von

Eduard Strasburger,
o. ö. Professor der Botanik an der Universität Bonn.

Mit drei lithographischen Tafeln.



Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1888.

Histologische Beiträge

von

Eduard Strasburger,
o. ö. Professor der Botanik an der Universität Bonn.

Heft I.

Ueber Kern- und Zelltheilung im Pflanzenreiche,
nebst einem Anhang über Befruchtung.

Mit drei lithographischen Tafeln.

Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1888.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 429

